4136.

Beiträge

zur

Vergleichenden Anatomie

des

Durchlüftungssystems.

Mit 48 Textfiguren.

Inaugural-Dissertation,

der

mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Universität Freiburg in der Schweiz

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Lic. phil. **P. Damian Buck,** O. S. B.

Stift Einsiedeln (Schweiz).

Druck der Verlagsanstalt Benziger & Co. A. G. in Einsiedeln,

Typographen des hl. Apostolischen Stuhles.

1902.

Beiträge

zur

Vergleichenden Anatomie

des

Durchlüftungssystems.

Mit 48 Textfiguren.

Inaugural-Dissertation,

der

mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Universität Freiburg in der Schweiz

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Lic. phil. **P. Damian Buck,** O. S. B.

Stift Einsiedeln (Schweiz).

ACAD. FRIBURG. HELV.

Druck der Verlagsanstalt Benziger & Co. A. G. in Einsiedeln,

Typographen des hl. Apostolischen Stuhles.

1902.

Dem Hochwürdigsten Herrn

COLUMBANUS BRUGGER O. S. B.

Abt des Stiftes Einsiedeln

in Verehrung und Dankbarkeit

gewidmet vom Verfasser.

Einleitung.

Urſprünglich hatte ich die Abſicht, eine vergleichend anatomiſche Unterſuchung jener Pflanzengeſellſchaft zu liefern, welche in unſern Laubwäldern als Begleitpflanzen von *Fagus ſilvatica* aufzutreten pflegt. Doch hat ſich die Frageſtellung, wie es öfter geſchieht, nach einer ſpeziellen Richtung hin präziſiert. Vom frühern Plane trägt die hier vorliegende Arbeit noch inſofern deutliche Spuren an ſich, als vorwiegend Pflanzen aus der erwähnten Geſellſchaft als Unterſuchungsmaterial dienten.

Die erſten drei Kapitel enthalten nebſt einer kurzen Zuſammenfaſſung der bisherigen Forſchungsreſultate eine Ergänzung zur Kenntnis der Anatomie und Phyſiologie der Spaltöffnungsapparate; im vierten Kapitel ſind ſpeziell die Stomata an unterirdiſchen Organen behandelt, während das fünfte dem Schwammgewebe gewidmet iſt.

Die Spaltöffnungsapparate ſind bekanntlich ſeit Jahrzehnten der Gegenſtand der anatomiſchen, ſpäter auch der phyſiologiſchen Forſchung geweſen. Schon im Jahre 1856 übermittelte Mohl[1]) ſeine eingehenden Unterſuchungen über die eigentümlichen Membranverdickungen der Schließzellen der Öffentlichkeit; im Jahre 1857 erſchien von Fr. Unger[2]) eine Arbeit über

[1]) H. v. Mohl, Welche Urſachen bewirken die Erweiterung und Verengerung der Spaltöffnungen. Bot.-Ztg. 1856, p. 697 ff.

[2]) Fr. Unger, Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen. Beiträge zur Phyſiologie der Pflanzen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 25. 1857.

das Öffnen und Schließen der Stomata, und N. J. C. Müller[3]) veröffentlichte 1872 ſeine ausführlichen Studien über Anatomie und Mechanik der Spaltöffnung.

Genannte Autoren blieben aber bei der anatomiſchen Beſchreibung der Spaltöffnungsapparate und bei der Tatſache des Öffnens und Schließens größtenteils ſtehen, ohne auf wichtige Fragen der Wechſelbeziehungen zwiſchen Bau und Funktion näher einzugehen.

Iſt es nun ganz allgemein ein Verdienſt Schwendeners, die neuere, anatomiſch-phyſiologiſche Forſchung begründet zu haben, ſo bilden ſpeziell ſeine im Jahre 1881 veröffentlichten Unterſuchungen über den Bau und die Mechanik der Spaltöffnungen[4]) eines der glänzendſten Reſultate dieſer neueſten Forſchungsrichtung.

Wohl haben auch Schwendener und andere Forſcher in Bezug auf die Stomata noch manche Frage offen gelaſſen. Zur Beantwortung einiger derſelben möge der Hauptteil dieſer Arbeit einen kleinen Beitrag liefern.

---

[3]) N. J. C. Müller, Die Anatomie und Mechanik der Spaltöffnung. Pringsheims Jahrb. f. wiſſenſch. Botanik, Bd. VIII. 1872.

[4]) S. Schwendener, Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsberichte der Berliner Akademie der Wiſſenſchaften. 1881.

I. KAPITEL.

Die bis jetzt aufgeſtellten Typen; einige bemerkenswerte Modifikationen derſelben; ein neuer Typus.

Die im Jahre 1881 durch Schwendener veröffentlichten Unterſuchungen geben uns Aufſchluß über verſchiedene charakteriſtiſche Typen der Spaltöffnungen rückſichtlich ihres Baues und Mechanismus. Der genannte Autor behandelt zunächſt den ſogenannten *Amaryllis*-Typus (*Amaryllis formoſiſſima*) (Fig. 1).

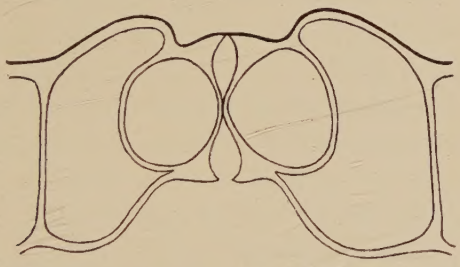

Fig. 1. Spaltöffnung von *Amaryllis formoſiſſima* nach Schwendener.

Dieſer Typus charakteriſiert ſich durch großlumige Schließzellen, deren Verdickungsleiſten von geringen Dimenſionen ſind und auf der Bauchwandſeite liegen, die Rückenwand iſt von bedeutender Ausdehnung und zart und dünn. Im Princip ſtellt eine derart gebaute Schließzelle eine einſeitig verdickte Kautſchukröhre dar und das Hauptmoment beim Öffnen des Spaltöffnungsapparates liegt in der ſtarken Ausdehnung der

Rückenwand und in der dadurch bedingten Krümmung der Schließzellen. Sowohl der Vor- als auch der Hinterhof verändert ſich beim Öffnen und beim Verſchluſſe. Betreffs der Vorhofmündung ſagt Schwendener, daß ſie ſich gewöhnlich nie ganz ſchließe, ſondern ſich bloß verengere oder erweitere. Die Geſamtbreite iſt im geöffneten Zuſtande größer als im geſchloſſenen.

In dieſer Beziehung zeigt der zweite Typus, den Schwendener beſpricht, nämlich der *Tradescantia*-Typus (Fig. 2) ein anderes Verhalten.

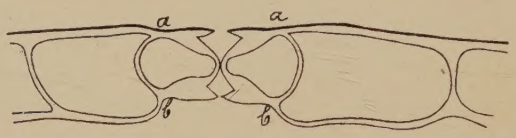

Fig. 2. Spaltöffnung von *Smilacina bifolia* (Blatt).

Hier wird nämlich der Schließzellapparat bei mäßigem Turgor nicht breiter, ſondern im Gegenteil konſtatiert Schwendener im ſpannungsloſen Zuſtande eine größere Breite. Wiewohl die Form und Lage der Verdickungsleiſten im allgemeinen dieſelbe iſt wie bei dem zuerſt erwähnten Typus, ſo iſt dennoch der Mechanismus ein anderer. Dieſe Änderung des Mechanismus hat ihren Grund in der geringern Ausdehnung der Rückenwand und vor allem in dünnen Stellen (a und b) der äußern und innern Verdickungsleiſte, worüber weiter unten nähere Erörterungen folgen werden. Dieſe anatomiſchen Verhältniſſe bringen es mit ſich, daß das Hauptmoment beim Öffnungsvorgange in der Ausdehnung der Schließzellen ſenkrecht zur Blattfläche liegt; dadurch tritt die Bauchwand zurück, während umgekehrt beim Nachlaſſen des Turgor das Hervorwölben der Bauchwand in den meiſten Fällen einzig den Verſchluß herſtellt.

Ein weiterer, dritter Typus, den Schwendener ſtudierte, iſt der *Helleborus*-Typus (*Helleborus foetidus*) (Fig. 3).

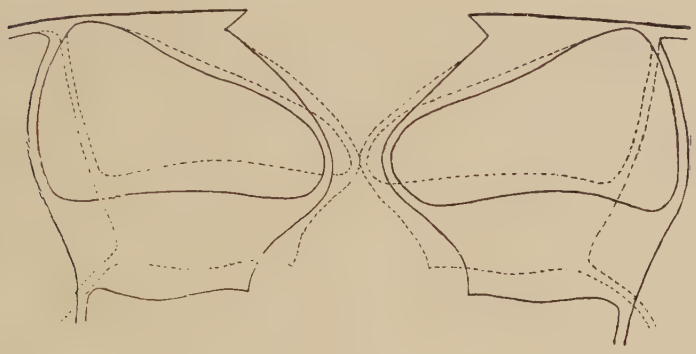

Fig. 3. Schließzellen von *Helleborus foetidus* (Blatt) nach Schwendener.

Er ſchreibt von ihm: „Das Charakteriſtiſche der Schließbewegung liegt bei *Helleborus* darin, daß die Vorhofweite, wenigſtens bei mäßigem Druck, konſtant bleibt, der Hinterhof dagegen nahezu um die doppelte Breite der Centralſpalte ſchmäler wird, während zugleich die Rückenwände der Schließzellen ſich ſtärker wölben und um ihre äußern Anſatzlinien drehen, wie Flügeltüren um ihre Angeln“.[1]) *)

Dieſer Vorgang iſt aus der bekannten Fig. 3 von Schwendener leicht zu verſtehen. Wir ſehen daraus ferner, daß die Verdickungsleiſten der Schließzellen nicht mehr mit denjenigen der bereits beſprochenen Typen übereinſtimmen; während die äußere Verdickungsleiſte im Querſchnitte in der Regel die Dreieckform zeigt, ſtellt die innere annähernd ein Trapez

*) Die erſte Hälfte dieſes Satzes bezieht ſich ſelbſtverſtändlich auf die Schließbewegung, hingegen wird ſich die zweite Hälfte nach meiner Anſicht auf den Öffnungsvorgang beziehen müſſen und der Schluß betreff der Scharnierbewegung auf beide Vorgänge zugleich.

dar. Die mechaniſchen Hauptmomente beim Öffnungsvorgange liegen in der ſcharnierartigen Bewegung der dünnen Bauchwandſtelle und der Verwachſungsſtelle der Rückenwände mit der Epidermisaußenwand, und in der Wölbung der Rückenwand.

Als vierten Typus ſtellte Schwendener 1889 den Spaltöffnungsapparat der *Gramineen* auf (Fig. 4).

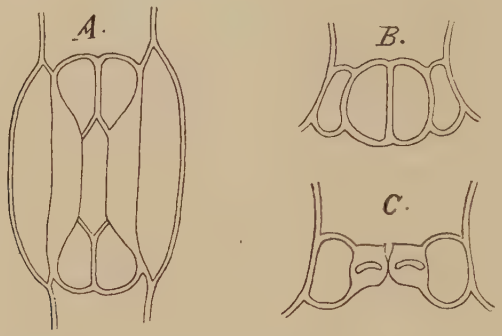

Fig. 4. Spaltöffnung von *Poa annua*. A Oberflächenanſicht, B Querſchnitt durch ein erweitertes Ende, C Querſchnitt durch das Mittelſtück des Apparates, nach Haberlandt.

Die Geſtalt der Schließzellen bei den *Gramineen* iſt hantelförmig. Die äußern und innern Verdickungsleiſten nehmen in dem geſtreckten Mittelteile der Spaltöffnung faſt die ganze Zellhöhlung der Schließzellen ein und laſſen nur ein ſchmales, querſpaltenförmiges Lumen übrig; nach den Polen hin verlieren ſie ihre Mächtigkeit, zudem erweitert ſich hier die Schließzelle zu einem dünnwandigen Ballon. Beim Erhöhen des Turgors dehnen ſich dieſe erweiterten Schließzellenden aus und treiben die ſtarkentwickelten Verdickungsleiſten parallel mit ſich ſelber auseinander.

Haberlandt fand bei den Spaltöffnungen der Kapſel von *Mnium cuſpidatum* einen neuen, fünften Typus, der in Bau und Mechanismus von den Schwend-

nerifchen Typen abweicht (Fig. 5). Wenn wir den Querfchnitt durch eine folche Spaltöffnung betrachten, fo fällt uns zunächft die ftarke Verdickung der Rückenwand und die geringe Entwicklung der innern Verdickungsleiften auf, fowie die große Ausdehnung und Zartheit der Bauchwand.

Beim Öffnungsprozeffe ift hier zum vorneherein ein Ausbiegen der Rückenwand oder eine Krümmung der Schließzellen ausgefchloffen. Die Funktion des Öffnens und Schließens beruht hier einzig auf der Veränderung des Querfchnittlumens und der daraus folgenden Abflachung, beziehungsweife Wölbung der dünnen Bauchwand. Das Lumen ift, vom Pole aus

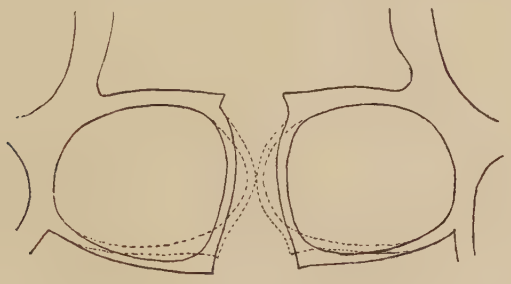

Fig. 5. Spaltöffnung von *Mnium cufpidatum* im gefchloffenen und offenen Zuftande, nach Haberlandt.

betrachtet, im Zuftande der Spannung annähernd kreisförmig, im fpannungslofen Zuftande hat es eine ellipfoide Form[2]). Im Anfchluffe an die Forfchungen Haberlandts veröffentlichte Bünger[3]) 1890 die Ergebniffe feiner Unterfuchungen über die Spaltöffnungen verfchiedener Laubmooskapfeln. Die meiften der hier behandelten Stomata zeigen in Bau und Mechanismus große Ahnlichkeit mit denjenigen von *Mnium cufpidatum* (Fig. 5) und *Oleandra neriifolia* (Fig 15). Hingegen zeichnen fich die Schließzellen von *Polytrichum gracile* (Fig. 6) durch einen ganz eigenartigen Bau

aus. Beſonders auffallend iſt die ſtarke Verdickung ihrer Bauchwände. Das Öffnen geht nach Bünger folgendermaßen vor ſich: «Der hydroſtatiſche Druck wirkt nach allen Seiten gleichmäßig auf eine Abrundung des Lumens. Bei der vorliegenden Querſchnittform kann das nur in der Weiſe geſchehen, daß die langen, nahezu geraden Wände etwas nach außen gebogen werden. Dadurch geht die lang dreieckige Form des Lumens in eine lang elliptiſche oder ovoidiſche über.»

Fig. 6. Spaltöffnung von *Polytrichum gracile*, nach Bünger.

Wiederum abweichend von den bisher aufgeſtellten Typen ſind die Öffnungs- und Schließungsvorgänge bei den Stomata der *phanerogamen* Schwimmpflanzen, die ebenfalls von Haberlandt ſtudiert wurden. Es iſt das ein ſechſter Typus (Fig. 7).

Fig. 7. Spaltöffnung von *Trianea bogotenſis* nach Haberlandt.

Hier können wir nicht von Vor- und Hinterhof und Centralſpalte ſprechen, wir haben nur eine äußere Hörnchenſpalte und gleich unter dieſer erweitert ſich der Luftkanal trichterförmig nach innen gegen die Atemhöhle hin. Der Spaltenverſchluß geſchieht durch die mehr oder minder vollkommene, gegenſeitige Annäherung der ſtarkentwickelten äußern Hörnchen.[4])

Als letzten, ſiebenten, der bis jetzt aufzuſtellenden Typen möchte ich den durch Schellenberg[5]) an *Iris germanica* gefundenen erwähnen (Fig. 8). Ich bin vollſtändig der Anſicht von Weſtermaier, daß einerſeits der Bau und Mechanismus des Spaltöffnungsapparates von *Iris germanica* ein vom *Helleborus*-Typus weſentlich verſchiedener iſt, daß er aber anderſeits in den wichtigſten Punkten mit den *Koniferen*ſpaltöffnungen übereinſtimmt.

Fig. 8. Spaltöffnung von *Iris germanica* nach Schellenberg.

Denn weder Form noch Lage der Verdickungsleiſten, noch das gänzliche Fehlen eines Vorhofes iſt mit dem *Helleborus*-Typus vereinbar. Eine Übereinſtimmung mit dem *Helleborus*-Typus iſt nur darin zu finden, daß es ſich in beiden Fällen beim Öffnungsprozeſſe um eine Veränderung des Querſchnittlumens handelt, daß das Lumen vom ungleichſeitig-ſtumpfwinkeligen annähernd in ein gleichſchenkliges Dreieck übergeht. Doch iſt die Lage und Ausdehnung der Grundlinie und das Verhältnis der Grundlinie zu den beiden Schenkeln nach erfolgtem Turgor nicht in beiden Fällen übereinſtimmend, wie aus der ſchematiſchen Fig. 9 zu erſehen iſt.

Die in der Skizze am ſtärkſten ausgezogene Grundlinie des gleichſchenkligen Dreieckes wird bei *Helleborus* durch die Rückenwand und bei *Iris germanica* durch die der Atemhöhle zugekehrte Seite gebildet.

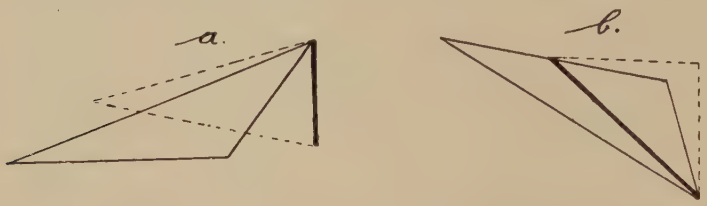

Fig. 9. a. Schematiſche Darſtellung der Lumenveränderung des *Helleborus*-, b. des *Iris*-Typus.

Bei meinen Unterſuchungen fand ich nun, was ſchon Schwendener und Haberlandt bemerkten, daß zwiſchen den einzelnen charakteriſtiſchen Typen in Bezug auf die Form, Dimenſion und Anordnung der Verdickungsleiſten die verſchiedenſten Abſtufungen vorkommen können; daß z. B. die zarten, wenig entwickelten Verdickungsleiſten, wie ſie der echte *Amaryllis*-Typus zeigt, immer größere Dimenſionen annehmen können, bis ſie die Mächtigkeit derjenigen des *Tradescantia*-Typus erreichen, und wiederum findet man im Querſchnitt die Dreieckform der innern Verdickungsleiſte des *Tradescantia*-Typus in den mannigfachſten Abſtufungen, bis man endlich bei *Helleborus* die Trapezform trifft, welche dieſem Typus eigen iſt. Parallel mit den Formveränderungen der Verdickungsleiſten geht ſelbſtverſtändlich die Zu- oder Abnahme der dünnen Wandſtellen der Schließzellen.

Trotz dieſer großen Mannigfaltigkeit der Querſchnittsformen bleiben die aufgeſtellten Typen beſtehen und die meiſten neu unterſuchten Stomata laſſen ſich in Bezug auf Bau und Mechanik einem der bekannten Typen unterordnen. Doch haben meine Unterſuchungen

mich dazu beſtimmt, zuerſt von einigen Modifikationen bereits aufgeſtellter Typen zu ſprechen, und ſchließlich einen neuen Typus aufzuſtellen.

Im erſten Fall ſind einerſeits die Verſchiedenheiten nicht ſo weſentlich, um einen neuen Typus aufſtellen zu können, anderſeits aber doch wichtig genug, um ſie als Modifikation neben dem eigentlichen Typus zu erwähnen. Ich gehe nun zur Beſprechung einer erſten Modifikation über.

Bekanntlich liegt nach Schwendener das charakteriſtiſche Merkmal der Schließbewegung bei *Helleborus* darin, daß der Vorhof bei mäßigem Druck unverändert bleibt, daß alſo beim Verſchluß der Centralſpalte die äußern Hörnchen ſich nicht berühren.

Allein bei einer nicht geringen Anzahl *dicotyler* Pflanzen, deren Spaltöffnungen im Querſchnitt das Bild vom *Helleborus*-Typus zeigen, führte eine eingehendere Unterſuchung zum Ergebnis, daß der Vorhof beim Spaltenverſchluß nicht unverändert bleibt, ſondern ſich verengert und zwar in vielen Fällen ſo, daß die Hörnchenſpitzen ſich berühren.

So treten die äußern Hörnchen bei der Schließbewegung, wenn auch hie und da nicht ganz, ſo doch in der Regel ſehr nahe zuſammen bei folgenden Pflanzen: *Phyteuma ſpicatum* (Blatt und Stengel), *Vinca minor* (Blatt und Stengel), *Galium Mollugo* (Blatt und Stengel), *Aſperula odorata* (Blatt und Stengel), *Mercurialis perennis* (Blatt und Stengel), *Orobus vernus* (Stengel), *Pulmonaria montana* (Stengel), *Hedera Helix* (Blatt), *Daphne Mezereum* (Blatt), *Anemone nemoroſa* (Stengel), *Onobrychis ſativa* (Stengel und Unterſeite des Blattes), *Fragaria elatior* (Stengel und Ausläufer), *Plantago maior* (Blatt), *Mahonia aquifolium* (Blatt) etc. (Fig. 10).

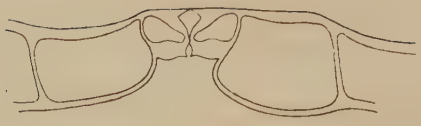

Fig. 10. Spaltöffnung von *Phyteuma ſpicatum* (Blatt).

Wenn nun aber beim Spaltenverſchluß ein Berühren der äußern Hörnchen ſtattfindet, iſt der Bewegungsvorgang nicht mehr ganz derſelbe wie beim echten *Helleborus*-Typus.

Die zunächſt zu beſprechenden drei Fälle fallen unter den gleichen Geſichtspunkt; ſie ſind indes in Bezug auf den Öffnungsvorgang unter ſich nicht vollſtändig übereinſtimmend und deshalb beſonderer Erwähnung wert.

Betrachten wir den Querſchnitt durch eine Spaltöffnung des Ausläufers von *Fragaria elatior*, ſo laſſen ſich die Bewegungsvorgänge des Öffnens und Schließens aus der nebenſtehenden Figur leicht erkennen (Fig. 11). Es ist dies der einfachſte Fall und auch häufig zu finden.

Die Schließzellen ſind an ausgeſprochenen äußern

Fig. 11. Spaltöffnung von *Fragaria elatior* (Ausläufer).

und innern Gelenken gleichſam aufgehängt. In erſter Linie biegt ſich im Zuſtande der Spannung die dünne Rückenwand aus, dann wird durch ihre Krümmung ein Zug in derſelben Richtung auf die zarten äußern und innern Gelenke ausgeübt und die Öffnung kommt

zuſtande. Ganz gleich verhalten ſich auch die Spaltöffnungen des Stengels von *Vinca minor*.

Vergleichen wir damit die Spaltöffnungsapparate und ihre Bewegungsvorgänge im Blatt von *Vinca minor* (Fig. 12).

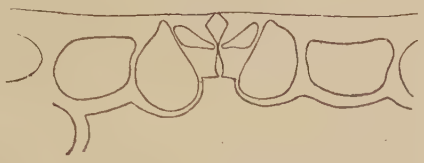

Fig. 12. Spaltöffnung von *Vinca minor* (Blatt).

Hier iſt das äußere Gelenk nur ſchwach entwickelt, die Membran der Nachbarzelle ſchließt genau horizontal an die Schließzelle, ohne eine Krümmung nach außen zu beſchreiben; die Rückenwand iſt von geringerer Ausdehnung, ſo daß ihre ſtärkſte Ausbiegung allein den offenen Zuſtand nicht zu bewerkſtelligen vermöchte. Dafür iſt aber das innere Gelenk gut ausgebildet.

Soll nun unter dieſen mechaniſchen Verhältniſſen dennoch eine Öffnung zuſtande kommen, ſo wird nach eingetretenem Turgor zunächſt die dünne Rückenwand ſich nach rückwärts ausdehnen und zugleich das innere Gelenk in Funktion treten. Doch dieſe beiden Bewegungen würden nicht genügen, um die äußern Hörnchenſpitzen von einander zu trennen. Man könnte deshalb unter den gegebenen mechaniſchen Anordnungen ein Einwärtsbiegen, ein Senken der beiden Schließzellen gegen die Atemhöhle hin annehmen.

Eine Bekräftigung dieſes Gedankens war für mich die Betrachtung des Querſchnittes einer Spaltöffnung von *Hedera Helix* (Blatt). (Fig. 13.)

Dieſe Stomata beſitzen ausgeſprochene Außengelenke, die jedenfalls funktionsfähig ſind und beim

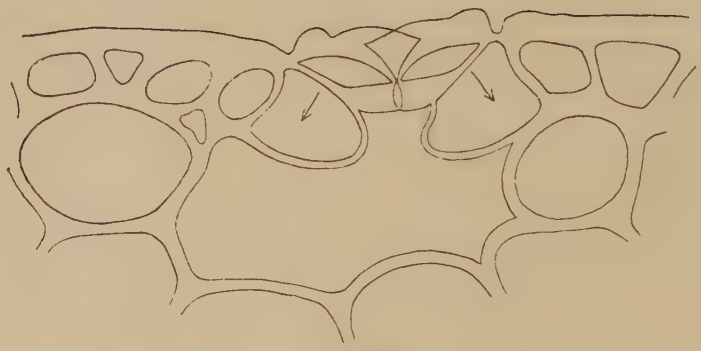

Fig. 13. Spaltöffnung von *Hedera Helix* (Blatt).

Öffnungsprozeſſe auch in Anſpruch genommen werden. Da die Ausdehnung der Rückenwände im turgeſcenten Zuſtande ſchief nach innen, in der Richtung der Pfeile geſchieht, ſo wird auch die Schließzelle in dieſer Richtung einen Zug erfahren und an eine Bewegung derſelben nach außen kann nicht gedacht werden, ebenſo wenig an ein direktes Zurücktreten derſelben in horizontaler Richtung, denn dazu bietet die dicke Epidermisaußenwand einen zu großen Widerſtand.

Wenn ich daher den äußern Gelenken eine Funktion nicht abſprechen will, ſo muß ich beim Öffnen der Stomata ein Senken der Schließzellen nach innen, gegen die Atemhöhle zu, annehmen, bei welcher Bewegung das äußere Gelenk als Scharnier funktioniert. Leider war es mir trotz vieler Verſuche nicht möglich, auf dicken Querſchnitten offene Apparate zu bekommen, um direkt an ſolchen die Beobachtungen und Meſſungen zu machen. Doch geſtützt auf die grundlegenden Arbeiten Schwendeners über den Öffnungsmechanismus der Spaltöffnungen glaube ich obige Schlüſſe ziehen zu dürfen.

Wie wir geſehen, ſtimmen die Bauverhältniſſe der Spaltöffnungen von *Fragaria elatior* (Ausläufer), *Vinca*

minor (Blatt) und *Hedera Helix* (Blatt) infofern überein, daß die Geftaltung der Verdickungsleiften dem *Helleborus*-Typus entfpricht; ferner verhalten fich die drei Apparate gleich in Bezug auf das Berühren der äußern Hörnchen im gefchloffenen Zuftande, im Gegenfatz zu *Helleborus*, und dennoch ist ein Unterfchied im Öffnungsmechanismus auch zwifchen ihnen infolge verfchiedener Lage der Schließzellen und Anordnung der Gelenke, wie aus den obigen Darlegungen erfichtlich, nicht zu verkennen.

Eine zweite Modifikation des *Helleborus*-Typus fand ich in der Familie der *Papilionaceen*. Die Spaltöffnung auf der Blattoberfeite von *Onobrychis fativa* (Fig. 14) zeigt nämlich etwelche Ähnlichkeit in Bau und Mechanik mit derjenigen von *Iris germanica*.

Fig. 14. Spaltöffnung von *Onobrychis fativa* (Blattoberfeite).

Es neigen hier die äußern Partien der Schließzellen ebenfalls gegen einander; der Vorhof ift verfchwindend klein, der Hinterhof bedeutend größer und erweitert fich trichterförmig gegen die Atemhöhle hin. Doch ift die fchiefe Lage der Schließzellen nicht fo ausgeprägt und die Streckung derfelben in der fchiefen Richtung nicht fo auffallend wie bei denjenigen von *Iris germanica*. Es wird auch hier beim Eintreten des Turgor die Rückenwand fich ausdehnen und eine ähnliche Lumenquerfchnittsveränderung hervorbringen, wie bei *Helleborus*. Diefe Art des Mechanismus fteht alfo zwifchen demjenigen der Stomata von *Helleborus* und *Iris germanica*. — Im folgenden Abfatz foll eine dritte Modifikation befprochen werden.

Bei der *Gefäßkryptogame Oleandra neriifolia* fand ich einen Spaltöffnungsapparat, der mehr durch feine Funktion als durch feinen Bau an den von Haberlandt an der Kapfel von *Mnium cuspidatum* entdeckten erinnert, dennoch aber in wichtigen Punkten von diefem abweicht, fo daß er neben ihm erwähnt werden muß.

Es ift ficher, daß man, feit Schwendener die mechanifchen Principien bei der Funktion der Schließzellen feftgeftellt hat, in vielen Fällen einzig aus den Bauverhältniffen der Schließzellen auf den Öffnungsmechanismus fchließen kann. So ift es auch hier der Fall. Wiewohl mir nur Alkoholmaterial zu Gebote ftand, glaube ich dennoch aus der Konftruktion der Schließzellen den Öffnungsvorgang, wie er im folgenden dargelegt wird, richtig erkannt zu haben.

Werfen wir zunächft einen Blick auf die Flächenanficht (Fig. 15 a), fo beobachten wir, daß diefe Spalt-

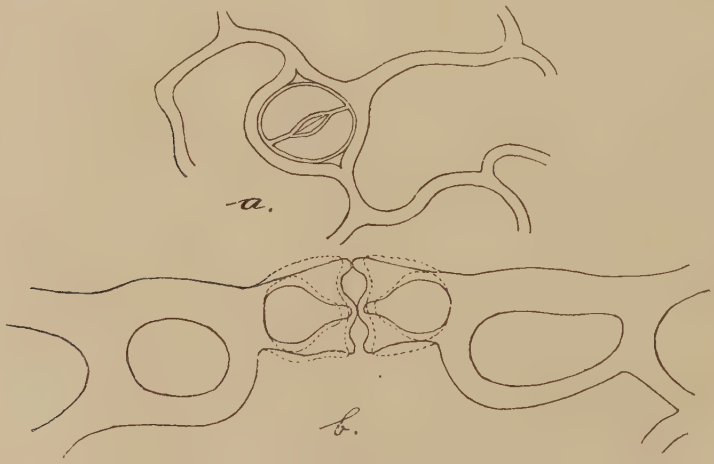

Fig. 15. a. Flächenanficht, b. Querfchnitt der Spaltöffnung von *Oleandra neriifolia*.

öffnung rings mit einem ftarken Walle umgeben ift, der zum Teil von der Epidermisaußenwand, zum Teil

von einer dicken Radialwand gebildet wird, wie aus dem Querſchnitte zu erſehen iſt (Fig. 15 b).

Die Form und Lage der Verdickungsleiſten entſprechen dem *Tradescantia*-Typus. Die dünne Bauchwand iſt von ſehr geringer Ausdehnung; die äußere und innere Verdickungsleiſte nimmt gegen die Rückenwand hin ab, ſo daß die innere und äußere Schließzellmembran hier dünne Stellen von beträchtlicher Ausdehnung aufweiſt. Soll der Apparat ſich öffnen, ſo dehnt der eingetretene Turgor die beiden dünnen Membranſtellen ſenkrecht zur Richtung der Blattfläche, die Schließzelle wird an Höhe zunehmen, die dünne Bauchwandſtelle als Scharniere funktionieren, der ſpitze Winkel des Lumens ſich erweitern und das Lumen eine rundlich birnenförmige Geſtalt annehmen, wie es Fig. 15 b zeigt. Es iſt ſelbſtverſtändlich, daß hier wie bei den Stomata von *Mnium cuſpidatum* an ein Breiterwerden des Schließzellapparates im turgeſcenten Zuſtande nicht zu denken iſt.

Es ſollen hier als vierte Modifikation die Spaltöffnungen von *Smilax mauritanica* (Fig. 30) kurz erwähnt werden, welche infolge der Dimenſionen der Verdickungsleiſten dem *Tradescantia*-Typus zugerechnet werden müſſen; hingegen ſind ſie infolge der Wandanſätze — in der Mitte der innern Verdickungsleiſte — als eine kleine Modifikation des betreffenden Typus hervorzuheben.

In ſeiner Schrift: «Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates» [6]) beſchreibt uns Haberlandt «gewiſſe Beſonderheiten des Baues der Spaltöffnungen ſolcher Pflanzen, welche naſſen Standorten angepaßt ſind oder in einem überaus feuchten Klima leben.»

Tatſächlich kommen aber, wie wir gleich ſehen werden, derart gebaute Stomata nicht nur bei *phane-*

rogamen Schwimmpflanzen, ſondern ſelbſt bei Pflanzen trockener Standorte und Klimate vor. Und dieſe Spaltöffnungen möchte ich als eine fünfte Modifikation hervorheben.

Als ich das Blatt von *Primula elatior* unterſuchte, fand ich auch auf der Oberſeite zahlreiche Stomata. Im Flächenſchnitte ſind ſie wie diejenigen der Unterſeite von iſodiametriſcher Form (Fig. 16 a). Auf der

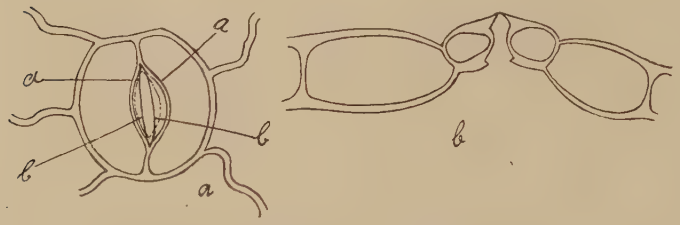

Fig. 16. Spaltöffnung von *Primula elatior* (Blattunterseite), a. Flächenanſicht (offen), b. Querſchnitt.

Blattunterſeite beobachtete ich zahlreiche offene Apparate und wollte ſie durch Zuſatz von Glycerin zum Schließen bringen, was mir aber ſcheinbar nicht gelang, denn ſtets zeigte ſich die offene Centralſpalte auf dem Flächenſchnitte als hellbelichtete Linſe, wenn ſie auch etwas ſchmäler geworden war, als vor dem Zuſatz des Glycerins. Erſt als ich den Querſchnitt ins Auge faßte, war für mich das Rätſel gelöſt, und erſt dann konnte ich mir auch richtig die Linien des Flächenſchnittbildes erklären. Zu meiner Überraſchung vollzog ſich nämlich der Spaltenverſchluß hier nur durch die äußern Hörnchen, nicht aber zugleich auch durch die Bauchwände. Wir haben alſo bei dieſer Pflanze trockenen Standortes einen ganz ähnlichen Spaltöffnungsverſchluß, wie bei gewiſſen Schwimmpflanzen (Fig. 16 b). Bei höchſter Einſtellung des Objektes bemerkte ich dann auch im Flächenſchnitte die

feine Verſchlußlinie, welche durch das Zuſammentreten der Hörnchen gebildet wird. Die Linien auf dem Flächenſchnitte (Fig. 16 a) erklären ſich in folgender Weiſe: aa iſt die Cuticular-, bb die Hörnchenſpalte (äußere) und die punktierte Linie die Centralſpalte. Nebenbei ſei noch bemerkt, daß hier im Gegenſatz zu dem Schwimmpflanzentypus auch innere Hörnchen vorhanden ſind, daß man überhaupt unterſcheiden kann zwiſchen Vor- und Hinterhof und Centralſpalte.

Iſt Turgor vorhanden, und beobachtet man den Apparat vom Pole aus, ſo weiſt das Lumen faſt kreisrunde Form auf, die Schließzellen ſind höher geworden und biegen ſich nach außen hin etwas zurück, eine Folge der Ausdehnung der dünnen Stellen in der äußern Schließzellwand, welche Bewegung noch durch den Umſtand erleichtert wird, daß die Schließzellen etwas über das Niveau der zarten Epidermisaußenwand erhoben ſind. Sobald die Spannung nachläßt, neigen ſich die beiden Schließzellen gegen einander, die Höhe derſelben nimmt ab und das Lumen nähert ſich der ellipſoiden Form.

Es iſt noch hervorzuheben, daß die Spaltöffnungen der Blattoberſeite nicht durchgehends dieſen Spaltenverſchluß zeigen; im Gegenteil bei der Großzahl der Stomata berühren ſich die Bauchwände; es findet alſo ein doppelter Verſchluß ſowohl durch die Hörnchen als auch durch die Centralſpalte ſtatt (Fig. 17).

Fig. 17. Spaltöffnung der Blattoberſeite von *Primula elatior*.

Ganz gleich verhält es ſich auch bei *Primula officinalis*. Auf der Blattunterſeite nämlich finden ſich

nur ſolche Stomata, welche ihren Verſchluß durch die äußern Hörnchenſpitzen bewerkſtelligen, während die Centralſpalte ſtets offen bleibt; auf der Oberſeite finden wir auch gleichgebaute Apparate, bei der Mehrzahl jedoch kommt der Verſchluß nicht nur durch das Zuſammentreten der äußern Hörnchen, ſondern auch durch die dünnen Bauchwandſtellen zu ſtande.

Ähnlich gebaute Spaltöffnungen zeigt das Blatt von *Ranunculus acer*. Auch hier finden ſich ſolche Stomata, bei denen das Schließen nur durch die äußern Hörnchen vor ſich geht; die meiſten jedoch ſchließen ſich infolge Zuſammentretens der Bauchwände und der äußern Hörnchen.

Hier hatte ich beſonders gute Gelegenheit ſowohl von der Fläche als auch vom Pole aus zu beobachten, wie turgeſcente Spaltöffnungsapparate in den ſpannungsloſen Zuſtand übergehen. Wie aus Fig. 18 a, b und c zu erſehen iſt, ſtimmen die Schließzellen in Bezug auf Bau und Anordnung der Verdickungsleiſten, ebenſo auch in Bezug auf ihre Lage zur Epidermis mit denjenigen von *Primula* überein, nur ſind die innern Hörnchen noch weniger ausgebildet, als bei den Schließzellen der ebengenannten Pflanze.

Um die Bewegungsvorgänge beim Öffnen und Schließen dieſer Spaltöffnungen beſſer beurteilen zu können, führe ich nachſtehende Meſſungen an.

a. Meſſungen auf Flächenſchnitten:

	Offen:			Geſchloſſen:		
	I.	II.	III.	I.	II.	III.
Geſamtbreite	18	19	20	17	18	19½
Cuticularſpalte	5	6	6	3	3	3
Äußere Hörnchenſpalte	1	2	1½	0	0	0
Centralſpalte	3	4	4	½	0	1½
Länge der Spaltöffnung	24	23	23	22	22	22

b. Meſſungen an dicken Querſchnitten:

	Offen:			Geſchloſſen:		
	I.	II.	III.	I.	II.	III.
Geſamtbreite	19	18	18	18	16½-17	17
Breite der I. Schließzelle	8½	7	7	9	7½- 8	8
Breite der II. Schließzelle	8	7½	7	9	8½	9
Centralſpalte	2½	3½	4	0	1½	0
Äußere Hörnchenſpalte	3	3	5	0	0	0
Höhe der I. Schließzelle	9½	8½	7	8½	7	6
Höhe der II. Schließzelle	9½	8	7	8½	7	6

Aus dieſen Meſſungen iſt zu erſehen, daß die Geſamtbreite des Spaltöffnungsapparates während ſeiner Funktion ſich nur wenig verändert, bedeutender aber die Bauchwandſeite. So machen z. B. die Bauchwände beim Schließen einen Weg von 4 Teilſtrichen Abſtand bis auf 0, ebenſo die äußern Hörnchen von 3 auf 0, während die Geſamtbreite nur um einen Teilſtrich ſich verändert.

Die Hauptmomente des Verſchluſſes liegen alſo in dem Vorbeugen der Schließzellen gegen einander und in der Lumenveränderung, wobei die Breite der einzelnen Schließzelle zu- und ihre Höhe abnimmt; zugleich wölben ſich die dünnen Bauchwände und rücken gegeneinander bald bis zur gegenſeitigen Berührung (Fig. 18 b), bald aber auch nicht ſo weit

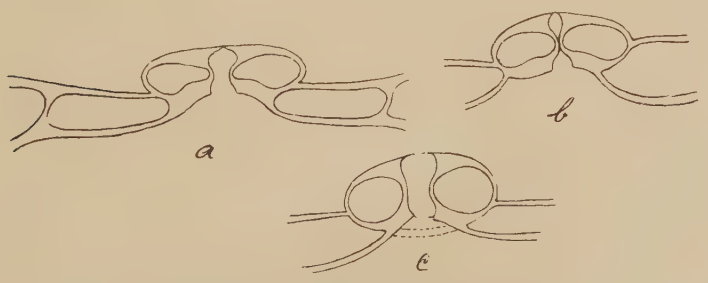

Fig. 18. Spaltöffnungen von *Ranunculus acer* (Blatt), a und b geſchloſſene Spaltöffnungen, c offene Spaltöffnung.

(Fig. 18 a). Der Hauptdrehpunkt liegt an der Anſatzſtelle der äußern Epidermiswand an die Schließzelle.

Wenn wir nun fragen, welche phyſiologiſche Bedeutung dem Spaltöffnungsverſchluſſe, der ſich einzig durch das Zuſammentreten der äußern Hörnchen vollzieht, bei Landpflanzen zukomme, ſo darf als Antwort die Erklärung Haberlandts[7]), die er auf die Schwimmpflanzen anwendet, auf dieſe eben erwähnten Fälle natürlich nicht übertragen werden.

Er ſagt, daß dieſer Verſchluß bei gewiſſen Schwimmpflanzen eine Schutzvorrichtung gegen kapillare Waſſerverſtopfung ſei. Aber gerade auf der Oberſeite des Blattes von *Primula elatior* und *officinalis*, wo in dieſer Hinſicht größere Gefahr wäre, ſind nur wenige Stomata mit dieſem Verſchluſſe, während ſie ihn auf der Unterſeite durchgehends beſitzen.

Es iſt vielleicht der Verſchluß einzig durch die Hörnchen als der leichteſte und lockerſte zu bezeichnen, derjenige durch die dünnen Bauchwandſtellen wäre der dichtere und endlich derjenige, wo beide Momente zuſammentreffen und dazu vielleicht die innern Hörnchen ſich auch noch berühren, der am meiſten hermetiſche.

Wenn auch dieſer Erklärungsverſuch die Tatſachen, wie ſie bei *Primula elatior* und *officinalis* vorliegen, uns verſtändlich macht — denn bekanntlich ſind die Blätter nahe an der Erde ausgebreitet — ſo bleibt dennoch der Fall, wie wir ihn bei *Ranunculus acer* finden, uns dunkel, denn dieſe Pflanze lebt ſehr oft nicht an feuchten Standorten und ihre Blätter ſind nicht dem Boden anliegend.

Mag man daher auch annehmen, daß die Funktion der äußern Hörnchen einerſeits ein Schutz gegen Verſtopfung durch Pilze, Waſſer etc., anderſeits Verſtärkung

des Spaltenverſchluſſes ſei, ſo iſt dennoch ihre phyſiologiſche Bedeutung noch immer nicht vollſtändig klar.

Vollends eigener Art ſind die Stomata im Stengel von *Ranunculus acer*, ſo daß ich ſie weder zum *Tradescantia*-, noch zum *Helleborus*-, noch zu irgend einem andern Typus rechnen möchte.

Um aber von einem neuen Typus ſprechen zu können, müſſen von den bereits aufgeſtellten Typen weſentliche Abweichungen in Bau und Mechanik der Schließzellen vorhanden ſein. Für weſentliche Elemente, welche einen Typus bilden können, halte ich in erſter Linie Form und Lage der Verdickungsleiſten, nach deren Übereinſtimmung oder Verſchiedenheit im allgemeinen ſich auch der Mechanismus geſtaltet, und damit im Zuſammenhang halte ich ebenfalls für entſcheidend das Vorhandenſein oder den gänzlichen Mangel an innern und äußern Gelenken.

In den bis jetzt beſprochenen Fällen fanden wir bei dicker Epidermisaußenwand entweder ein inneres oder äußeres Gelenk oder dann dünne Stellen in den Schließzellwänden, welche uns den Mechanismus des Öffnens und Schließens verſtändlich machen.

Anders verhält ſich die Sache bei der Spaltöffnung von *Ranunculus acer*. Sie liegt im gleichen Niveau mit der Epidermisaußenwand. Die Verdickungsleiſten ſind von anſehnlicher Mächtigkeit, vor allem die innere, welche Rechteckform zeigt, während die äußere mehr einem Dreiecke ähnlich iſt. Die äußern Hörnchen ſind etwas ſtärker ausgebildet als die innern. Innere Gelenke fehlen nicht bloß gänzlich, ſondern die an die Verdickungsleiſte angrenzende Innenwand der Nachbarzelle iſt eher noch von größerer Dicke, als die innere Membran der Schließzelle

(Fig. 19); ebenfo fehlen auch äußere Gelenke im ftrengen Sinne des Wortes, denn Außengelenk heißt man bekanntlich einen verdünnten Membranftreifen in der Außenwand der Nachbar- nicht der Schließzelle, der als Scharnier funktioniert. Allerdings findet fich neben der äußern Verdickungsleifte gegen die Rückenwand hin ein dünner Membranftreifen, der aber der Schließzelle felber angehört. Unter jedem Spaltöffnungsapparat zeigt fich eine geräumige Atemhöhle, die von dünnwandigen Zellen begrenzt wird.

Betrachten wir auf einem medianen Querfchnitte (Fig. 19) einen gefchloffenen Apparat, fo ift auf den erften Blick fchwer zu begreifen, wie bei diefen fehr dicken Epidermiswänden, bei gänzlichem Fehlen von Gelenken, ein Öffnen der Centralfpalte zuftande kommt. Und dennoch können wir fowohl auf Flächen- als auch auf dicken Querfchnitten viele offene Stomata finden und zwar fo weit offen, daß der Abftand der beiden Bauchwände und ebenfo derjenige der innern und äußern Hörnchen kein geringer ift.

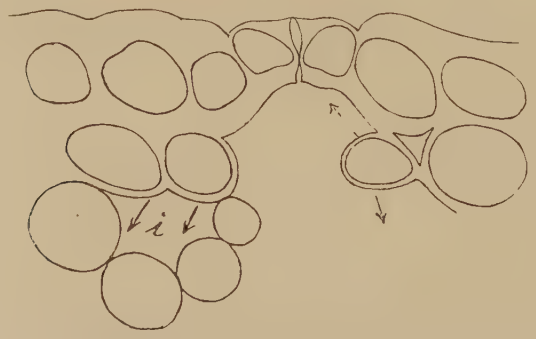

Fig. 19. Spaltöffnung von *Ranunculus acer* (Stengel).

Bei den offenen Stomata hat das Lumen eine rundliche Form, welche dadurch zuftande kommt, daß die Rückenwand nach außen gewölbt wird, ebenfo die

dünne Stelle in der äußern Schließzellmembran, aber auch die maſſigen Teile der Verdickungsleiſten biegen ſich ein wenig und tragen ſo zur Abrundung des Lumens bei. In dieſem Zuſtande erſcheinen die Rücken- und Bauchwände der Schließzellen auf dicken Querſchnitten, vom Pole aus geſehen, in annähernd ſenkrecht aufrechter Lage, während die Rückenwände nach aufgehobenem Turgor in der Regel eine zu einander ſchief geneigte Stellung einnehmen, wie aus der Fig. 19 (Schließzelle links) zu erſehen iſt.

Als ich durch Zuſatz von verdünntem Glycerin ſolche offene Stomata langſam zum Schließen brachte, ließ ſich zunächſt eine Veränderung des Lumenquerſchnittes wahrnehmen, wobei die rundliche Form in die mehr dreieckige überging; zugleich bewegte ſich deutlich die dicke angrenzende Innenwand der Nachbarzelle und zwar von innen nach außen in der Richtung des punktierten Pfeils (Fig. 19). Dieſe Bewegung von innen ſchief nach außen iſt ſo ſtark, daß, wie bereits erwähnt, die Rückenwände in eine ſchiefe Lage kommen und die innern Hörnchen faſt ganz zuſammenrücken.

Dieſe Tatſache drängt zum Schluſſe, daß durch den Turgor auf irgend eine Art ein Zug nach Innen ausgeübt wird. Und dies iſt möglich durch die Turgorausdehnung der dünnwandigen, die Atemhöhle begrenzenden Zellen. Zwiſchen dieſen Zellen finden ſich da und dort erhebliche Intercellularräume (Fig. 19 i), wodurch die Dehnung erleichtert und der Zug nach innen in der Richtung der Pfeile begünſtigt wird. Dieſe Veränderung der Atemhöhle, nämlich ein Auseinandergehen der dünnwandigen Zellen bei eintretendem und ein Zuſammenrücken bei aufgehobenem Turgor wurden auch durch Meſſungen beſtätigt. Ich

machte die Meſſungen an umgekehrten Flächenſchnitten, alſo von der untern Seite und zwar mitten quer über die Spaltöffnung. Es ergaben ſich folgende Zahlen: Weite der Atemhöhle während des Turgors: 11; 11; 14; Weite der Atemhöhle nach aufgehobenem Turgor: 8; 8; 12.

Mit der Lumenveränderung beim Verſchluſſe des Apparates geht Hand in Hand das Vorwölben der Bauchwand.

Um den Überblick über die Bewegungsvorgänge beim Öffnen und Schließen dieſer Stomata zu erleichtern, führe ich noch folgende Meſſungen an, die an Flächenſchnitten gemacht wurden:

	Offen:			Geſchloſſen:		
	I.	II.	III.	I.	II.	III.
Geſamtbreite der Spaltöffnung	17½-18	16½	15	17	16	14
Cuticularſpalte	2	1½	1	0	0	0
Äußere Hörnchenſpalte	6	4-4½	4½-5	4	3	3
Centralſpalte	2¼	2	1½	0	0	0
Länge der Spaltöffnung	30	27	27	30	26	27

Die Geſamtbreite der Spaltöffnung verändert ſich alſo nur wenig; die Bewegung der Bauchwände iſt nicht bedeutend, doch immerhin merklicher als die der Rückenwände. Die Cuticularſpalte hat bei offener Spaltöffnung ungefähr die gleiche Breite, wie die Centralſpalte und verengert ſich beim Verſchluß ganz.

Die Bewegungsvorgänge beim Öffnen und Schließen dieſer Stomata vollziehen ſich alſo nach obenſtehender Ausführung folgendermaßen: Soll ſich ein geſchloſſener Apparat öffnen, ſo bewirkt der Turgor das Ausbiegen der Rückenwand und des dünnen Membranſtreifens an der äußern Verdickungsleiſte, zugleich erfolgt auch der Zug ſchief nach innen, den die dicke Innenwand

der Nachbarzelle infolge der Ausdehnung der dünnwandigen, die Atemhöhle begrenzenden Zellen ausübt; beim Verſchluß geht das rundliche Lumen in ein mehr dreieckiges über, der Zug von innen läßt nach, es findet ein Annähern der beiden Schließzellen ſtatt und die Bauchwände wölben ſich vor, weil der Druck in der Schließzelle nachgelaſſen.

Erwähnenswert ſcheint mir noch die Tatſache zu ſein, daß die Schließzellen des Blattes von *Paris quadrifolia* größer ſind, als die angrenzenden Epidermiszellen, eine Erſcheinung, von welcher mir noch kein anderes Beiſpiel bekannt iſt.

So gibt es wohl bei weitern Unterſuchungen noch mehr Modifikationen und Typen von Spaltöffnungen und wenn Benecke[8]) meint, das Ideal einer Einteilung der Spaltöffnung wäre die, welche ſich auf ihren Mechanismus beziehen würde, will ich dem nicht widerſprechen. Aber es erhellt aus meinen Unterſuchungen, daß dies nur auf Grund zahlreicher und eingehender Beobachtungen zu erreichen iſt.

II. KAPITEL.

Anatomiſche Unterſchiede der Spaltöffnungen am gleichen Organe und an verſchiedenen Organen derſelben Pflanze.

Im vorhergehenden Kapitel wurden Spaltöffnungstypen und ihre Modifikationen, wie ſie in den verſchiedenen Gattungen und Familien etc. vorkommen, behandelt; hier ſoll das Augenmerk auf die anatomiſchen Unterſchiede der Stomata an ein und demſelben Organe wie auch an Blatt und Stengel derſelben Pflanze gerichtet werden.

Schon Haberlandt macht auf ſolche Unterſchiede aufmerkſam. Er ſagt in dem Abſchnitte über «Sonſtige Beziehungen zwiſchen Bau und Funktion der Spaltöffnungen»[9]): «So wie die Dicke der Epidermiszellwandungen an verſchiedenen Organen derſelben Pflanze eine variable iſt, ebenſo werden vorausſichtlich auch die geſchilderten Schutzeinrichtungen des Spaltöffnungsapparates bald mehr, bald weniger ausgiebig ſein.»

Hernach führt er zwei Beiſpiele an. Das erſte bezieht ſich auf die tiefere Einſenkung des Spaltöffnungsapparates auf der Blattoberſeite von *Populus pyramidalis* gegenüber derjenigen der Blattunterſeite, das zweite auf die größere, äußere Atemhöhle, welche die Schließzellen der Blattoberſeite von *Plantago maior* gegenüber derjenigen auf der Blattunterſeite bilden.

Ebenſo erwähnt Weſtermaier in ſeinem Beitrage zur Feſtſchrift für Schwendener «Über Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate» (S. 75 ff.) zwei Fälle, in denen ſich Unterſchiede zwiſchen den Spaltöffnungsapparaten von Blatt und Stengel und zwar rückſichtlich ihrer Lage zur Epidermisaußenwand finden.

Im erſten Falle beobachtete er, daß bei der betreffenden *Orchis* die Stomata des Blütenſchaftes etwas über das Niveau der Epidermisaußenwand erhaben ſind, während ſie beim Blatte im gleichen Niveau liegen; im zweiten Falle fand er, daß die Stomata des Stengels von *Maianthemum bifolium* bedeutend eingeſenkt ſind, während ſie beim Blatte nur wenig unter dem Niveau der Epidermisaußenwand liegen.

Beide Tatſachen erklärt er durch die Feſtigkeitsverhältniſſe der betreffenden Pflanze; es ſollen die Schließzellen den Spannungen in der äußerſten Organoberfläche entrückt werden.

Ähnliche und andere anatomiſche Unterſchiede an Spaltöffnungen ein und derſelben Pflanze fand auch ich im Verlaufe meiner Unterſuchungen; ihre phyſiologiſche Bedeutung iſt allerdings nicht immer leicht zu erklären.

Derartige anatomiſche Verſchiedenheiten der Stomata können ſich auf den Bau, die Mechanik, die Lage der Spaltöffnungen, wie auch auf deren Nebenzellen beziehen.

Unterſchiede in Bezug auf Bau, Mechanik und Lage können vorkommen:

a. zwiſchen den Stomata derſelben Blattſeite,

b. zwiſchen den Stomata der Ober- und Unterſeite desſelben Blattes,

c. zwiſchen den Stomata von Blatt und Stengel derſelben Pflanze.

a. Verſchiedenheiten zwiſchen den Stomata derſelben Blattſeite.

Bei *Helleborus foetidus, Pulmonaria montana, Oxalis acetoſella* fand ich auf der nämlichen Blattſeite neben dem echten *Helleborus*-Typus nicht ſelten auch deſſen Modifikation, d. h. den Spaltenverſchluß, bei welchem ſich die äußern Hörnchen berühren. Im erſten Falle bleibt alſo beim Öffnen und Schließen des Apparates der Vorhof unbeweglich, während er im andern Falle eine Bewegung ausführen muß, wofern die Spaltöffnung funktionieren ſoll. Welche phyſiologiſche Bedeutung dieſer Erſcheinung zu Grunde liegt, bleibt unentſchieden.

Einen weitern Unterſchied im Spaltenverſchluß auf ein und derſelben Blattſeite zeigen, wie oben ſchon ausführlich behandelt worden, die Stomata von *Primula elatior* und *officinalis* und von *Ranunculus acer*. Die beiden Primeln haben auf der Blattoberſeite Spaltöffnungsapparate, die im ſpannungsloſen Zuſtande einen Verſchluß ſowohl durch die Bauchwände als auch durch die äußern Hörnchen aufweiſen; neben dieſen kommen aber auch andere vor, deren Verſchluß ſich nur durch die äußern Hörnchen vollzieht. Ebenſo zeigt auch *Ranunculus acer* auf der Blattunterſeite dieſe beiden ebenerwähnten Formen von Spaltenverſchluß.

b. Verſchiedenheiten zwiſchen den Stomata der Blatt- ober- und Blattunterſeite.

Hieher gehören wiederum *Primula officinalis* und *elatior*. Bei beiden Pflanzen ſchließen ſich, wie bereits geſagt, die Stomata der Blattunterſeite nur durch das Zuſammentreten der äußern Hörnchen, während von der Blattoberſeite viele Stomata ſowohl Hörnchen- als Centralſpaltenverſchluß zeigen.

Einen fernern Unterſchied beobachtete ich zwiſchen den Spaltöffnungen der Ober- und Unterſeite des Blattes von *Onobrychis ſativa* (Fig. 20).

Fig. 20. Spaltöffnungen des Blattes von *Onobrychis ſativa*, a. von der Unterſeite, b. von der Oberſeite.

Zunächſt unterſcheiden ſich die Apparate hinſichtlich ihrer Größe, wie aus der Fig. 20 zu erſehen iſt. Die Schließzellen ſind nämlich auf der Blattunterſeite in Bezug auf Höhen-, Breiten- und Längenausdehnung anſehnlicher als diejenigen der Blattoberſeite. Im Querſchnitte betrachtet, zeigen die Schließzellen der Blattoberſeite infolge ihrer ſchiefen Lage etwelche Ähnlichkeit mit denjenigen von *Iris germanica*.

Sodann ſind die Stomata der Blattunterſeite kaum merklich eingeſenkt, während diejenigen auf der obern Seite ziemlich tiefer liegen.

Die phyſiologiſche Bedeutung dieſer Unterſchiede der Spaltöffnungen von *Primula* und *Onobrychis* ſcheint auf der Hand zu liegen. Es iſt klar, daß die Blattunterſeite der Gefahr allzuſtarker Verdunſtung weniger ausgeſetzt iſt, als die Blattoberſeite, zumal die Blätter von *Primula* nahe der Erde liegen. Deshalb haben die meiſten Stomata auf der Oberſeite des Blattes von *Primula* doppelten, auf der Unterſeite dagegen nur einfachen Verſchluß. In ähnlicher Weiſe iſt die Blattoberſeite von *Onobrychis ſativa* gegen allzuſtarke Transpiration geſchützt und zwar einerſeits durch die feinere Öffnung der Mündungskanäle der Gaſe und anderſeits durch ihre tiefere Einſenkung.

c. Verſchiedenheiten zwiſchen den Stomata von Blatt und Stengel derſelben Pflanze.

Intereſſanter geſtalten ſich die Verhältniſſe, wenn man die Spaltöffnungsapparate des Blattes mit denen des Stammes oder der Ausläufer vergleicht.

Bei meinen Unterſuchungen an *Mono-* und *Dicotyledonen* machte ich die Erfahrung, daß in der Regel die Schließzellen des Stengels, im Flächenſchnitte betrachtet, länger, geſtreckter, im Querſchnitte höher und ſchmäler ſind als diejenigen des Blattes. Infolge dieſer Eigenſchaften ſind die Schließzellen des Stengels im allgemeinen zum Ausbiegen mehr geeignet als die kürzeren Schließzellen des Blattes. Ich glaube daher auch, daß die Einſenkung der Spaltöffnungen des Stengels in erſter Linie auf mechaniſche Gründe zurückzuführen iſt, doch iſt auch Schutz gegen ein Übermaß der Transpiration keineswegs immer ausgeſchloſſen.

Durch die bedeutendere Höhenausdehnung der Schließzellen gewinnt der Luftkanal, welcher die innere Atemhöhle mit der Atmoſphäre verbindet, an Länge, weshalb der Gasverkehr nicht mit der gleichen Leichtigkeit vor ſich gehen wird, wie beim Blatt, wo dieſe Verbindungskanäle gewöhnlich ſehr kurz ſind. Dieſe Tatſache iſt auch phyſiologiſch verſtändlich. Denn das Blatt iſt in erſter Linie das aſſimilierende Organ und hat zugleich die Atmung zu beſorgen, während der Stengel von der erſten dieſer Funktionen weit weniger in Anſpruch genommen wird, weshalb lebhafter und bequemer Gasverkehr im Blatt notwendiger iſt als beim Stengel; aus dieſem Grunde ſind auch die Verbindungskanäle des Blattes kürzer und leichter paſſierbar.

Ebenſo wird Aſſimilation die Urſache ſein, weshalb das Blatt auf gleichem Flächenraume ſtets eine größere Anzahl Stomata beſitzt als der Stengel.

Ein weiteres Merkmal, das die Spaltöffnungen des Stengels vor denen des Blattes auszeichnet, ist der Doppelverschluß durch Hörnchen und Centralspalte, während bei den Stomata des Blattes der gleichen Pflanze nur ein einfacher Verschluß stattfindet. Diese Tatsache ist wahrscheinlich wiederum dahin zu deuten, daß die Anforderungen an den Luftverkehr mit der Atmosphäre im Blatte größer sind, als im Stengel.

Ferner besitzt der Stengel in der Regel eine ziemlich dicke Epidermisaußenwand, weshalb wir hier oft fein ausgebildete äußere Gelenke finden, was bei den Spaltöffnungen des Blattes gewöhnlich nicht der Fall ist. Die Stomata des Stengels sind bald eingesenkt, bald über das Niveau der Epidermis erhaben, wie bereits gesagt, aus rein mechanischen Gründen. Das Blatt der gleichen Pflanze dagegen zeigt in den betreffenden Fällen keine Spur oder doch nur eine Andeutung von dieser Einrichtung. Endlich treffen wir aus gleichen Gründen im Stengel typische Nebenzellen, am Blatte aber sind sie, weil überflüssig, nicht vorhanden.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen wollen wir einige charakteristische Beispiele betrachten.

Smilacina bifolia zeigt am Blatte den *Tradescantia*-Typus (Fig. 2), wobei aber jedenfalls beim Öffnungsprozesse neben dem Höherwerden der Schließzellen auch Krümmung derselben infolge der Dehnung der Rückenwände eintritt, welche Bewegungen wir aus der Anatomie des Querschnittes erschließen können. Die Stomata liegen im Niveau der Epidermis. — Der Stengel besitzt ziemlich dicke Epidermisaußenwand. Um daher das Spiel der Schließzellen zu sichern, sind die Stomata eingesenkt, wie bereits durch Westermaier gezeigt wurde. Unter diesen Umständen ist als möglichst günstige Einrichtung ein zartes, äußeres Gelenk,

ſenkrecht nach innen gebogen, zu betrachten, ſo daß die Schließzelle an der Epidermisaußenwand gleichſam aufgehängt wird (Fig. 21).

Fig. 21. Spaltöffnung von *Smilacina bifolia* (Stengel).

Kommen hierzu noch ausgeſprochene, innere Gelenke, ſo iſt ein ſolcher Spaltöffnungsapparat ganz iſoliert, der Spannung der Stengeloberfläche und dem Biegungsdrucke entzogen, ſeine Funktion ſomit geſichert.

An eine Ausdehnung der Schließzellen bei eintretendem Turgor in der Richtung ſenkrecht zur Oberfläche iſt bei dieſer Zellform, wie ſie am Stengel vorkommt (Fig. 21), wohl nicht zu denken, ſondern das Hauptmoment des Öffnungsmechanismus wird nach dem echten *Amaryllis*-Typus in der Dehnung der Rückenwand und in der dadurch bedingten Krümmung der Schließzellen beſtehen.

So hätten wir bei dieſer Pflanze eigentlich zwei Typen vertreten; im Blatte den *Tradescantia*- und im Stengel den echten *Amaryllis*-Typus.

Ähnlich geſtalten ſich die Verhältniſſe bei *Cephalanthera pallens* (Fig. 22).

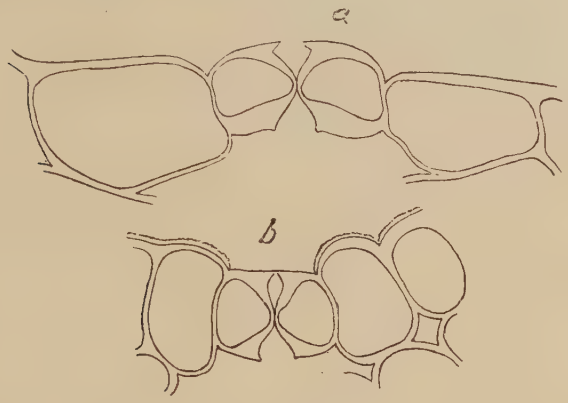

Fig. 22. Spaltöffnungen von *Cephalanthera pallens*, a. vom Blatt, b. vom Stengel.

Doch iſt infolge der Niedrigkeit der Rückenwand bei den Schließzellen des Blattes im turgeſcenten Zuſtande ein Ausbiegen derſelben und ſomit eine Zunahme der Geſamtbreite des Apparates wenig bedeutſam; die Hauptbewegung liegt vielmehr in der Höhenausdehnung der Schließzellen. Letztere befinden ſich im Niveau der Epidermisaußenwand und beſitzen keine äußern Gelenke, weil ſie infolge der zarten Membranen der angrenzenden Zellen überflüſſig wären. Im Gegenſatze dazu ſind die Stomata des Stengels etwas eingeſenkt und mit ausgeſprochenen äußern und innern Gelenken verſehen. Die Rückenwand iſt von bedeutender Ausdehnung, ſo daß ſie beim Öffnungsvorgange die Hauptbewegung auszuführen hat. Alſo zeigt ſich auch hier wieder ein nicht geringer Unterſchied zwiſchen dem Mechanismus der Spaltöffnungen des Blattes und des Stengels.

Auch bei *Vinca minor* liegen die Stomata des Blattes auf gleicher Höhe mit der Epidermisaußenwand

(Fig. 12), diejenigen des Stengels aber ſind etwas vertieft, an innern und äußern Gelenken aufgehängt (Fig. 23) und dadurch dem Drucke der mächtigen Epidermiswandungen enthoben.

Fig. 23. Spaltöffnung von *Vinca minor* (Stengel).

Bei verſchiedenen *dikotylen* Pflanzen kommt es vor, daß z. B. die Stomata des Blattes den echten *Helleborus*-Typus aufweiſen, die des Stengels dagegen eine Modifikation desſelben. So verhält es ſich bei *Anemone nemoroſa*, bei *Orobus vernus*, bei *Fragaria elatior*. Bei dieſen Pflanzen berühren ſich nämlich die Hörnchen der Spaltöffnungen des Blattes im geſchloſſenen Zuſtande nicht, wohl aber diejenigen der Spaltöffnungen des Stengels.

Ranunculus acer, Primula elatior und *officinalis* beſitzen im Blatt, wie ſchon gezeigt, einen dem Schwimmpflanzentypus ſcheinbar ähnlichen Spaltöffnungsbau; total davon verſchieden ſind aber die Querſchnittsformen der Stomata des Stengels und ſomit auch ihr Öffnungsmechanismus, wie oben dargelegt wurde. (Vergleiche die Figuren 16 b und 19.)

Hiemit ſind die Unterſchiede der Stomata zwiſchen

Blatt und Stengel noch nicht erſchöpft, denn auch die Nebenzellen ſpielen diesbezüglich ihre Rolle.

Häufig kommt es vor, daß die Spaltöffnungen des Stengels von typiſchen Nebenzellen begrenzt werden, während die Stomata des Blattes derſelben entbehren, ſo bei *Galium Mollugo, Aſperula odorata, Mercurialis perennis.*

Unter Nebenzellen verſteht man bekanntlich die den Schließzellen zunächſtliegenden Zellen, welche ſich vor den übrigen Epidermiszellen dadurch auszeichnen, daß ſie in höherm oder geringerm Grade durch ihre Form von ihnen verſchieden ſind und in ihrer Geſtalt von der eingeſchloſſenen Spaltöffnung ſich mehr oder weniger abhängig zeigen. Damit iſt angedeutet, daß es typiſche und weniger typiſche Fälle von Nebenzellen giebt. Vielleicht gelingt es mir, zur Kenntnis dieſes viel bearbeiteten Gebietes einige Details hinzuzufügen.

Bald iſt jede Schließzelle von je einer typiſchen Nebenzelle begrenzt, und dies trifft in der Großzahl der Fälle zu, bald liegen zwei bis drei hintereinander, wobei die dritte von der Form der Schließzelle nur mehr ſehr wenig zeigt. Bei *Tradescantia alba* ſind ſowohl die Pole als auch die Rückwandſeiten der Schließzellen

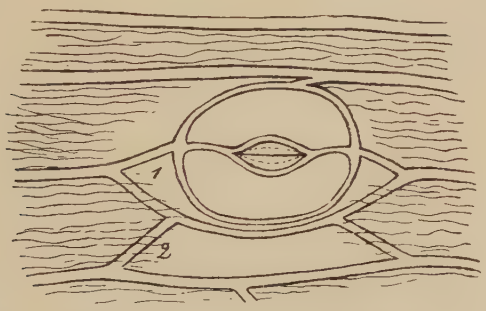

Fig. 24. Spaltöffnung von *Mercurialis perennis* (Stengel).

von typiſchen Nebenzellen begrenzt. Mitunter reihen ſich nur an die eine Schließzelle typiſche Nebenzellen an; in einem ſolchen Falle fand ich gewöhnlich zwei hintereinander liegende, ſo bei *Mercurialis perennis* (Stengel) etc. (Fig. 24).

Es kommt auch vor, daß trotz dicker Epidermisaußenwand weniger typiſche Nebenzellen vorhanden ſind, d. h. ſolche, die ſich weniger der Form der Spaltöffnungen anpaſſen. In dieſem Falle ſind die Wände der Nachbarzellen bedeutend dünner, als die der übrigen Epidermiszellen, ſo bei *Viola ſilvatica* (Stengel) (Fig. 25).

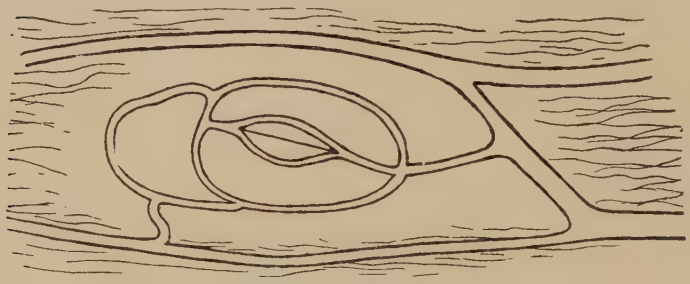

Fig. 25. Spaltöffnung von *Viola ſilvatica* (Stengel).

Es können aber ſowohl typiſche Nebenzellen als auch dünnwandige Nachbarzellen die Begleiter der Stomata an der nämlichen Pflanze ſein. So ſind die Spaltöffnungen am Stengel von *Vinca minor*, der bekanntlich eine mächtige Epidermisaußenwand beſitzt, hie und da beiderſeits, d. h. auf beiden Rückenwandſeiten von zwei bis drei typiſchen Nebenzellen begleitet, öfter aber von einem Kranz von vier bis acht dünnwandigen, unter ſich in der Richtung verſchiedenen Nachbarzellen umgeben (Fig. 26 a und b). Aus dieſer Tatſache geht hervor, daß dieſe dünnwandigen Nachbarzellen phyſiologiſch gleichbedeutend ſind mit typiſchen Nebenzellen.

Da gerade von den Nebenzellen die Rede iſt, möchte ich noch beifügen, daß bekanntlich Solereder[10]) bei der Einteilung der Spaltöffnungstypen beſonderes Gewicht auf die Nebenzellen und ihre Verhältniſſe gelegt hat und es wohl kaum einer Erwähnung bedarf, daß die im I. Kapitel aufgeſtellten mechaniſchen Spaltöffnungstypen mit den Solerederſchen keine nähern Beziehungen haben, da die Geſichtspunkte des genannten Autors ſich von den oben meinerſeits feſtgehaltenen weſentlich unterſcheiden.

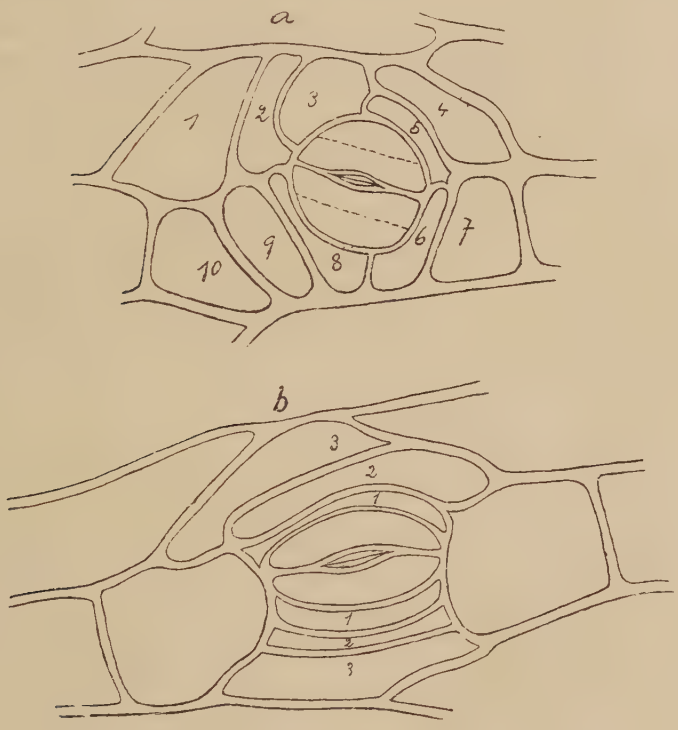

Fig. 26. a und b Spaltöffnungen von *Vinca minor* (Stengel).

Erwähnenswert iſt auch, daß bei gewiſſen Pflanzen die Wellung oder Streifung der Cuticula, von außen

her gegen die Neben- oder Nachbarzellen hin verfolgt, allmählich abnimmt, bis ſie auf dieſen ſelbſt gänzlich verſchwunden iſt, ſo bei *Mercurialis perennis, Viola ſilvatica* (Fig. 23 und 24), was jedenfalls zur Sicherung der Funktion der Spaltöffnung beitragen wird. Denn es iſt wohl anzunehmen, daß die Wellung oder Streifung der Cuticula die Epidermis eines Blattes derber und widerſtandsfähiger macht, und daß Stellen, wo dieſe Fältelung nicht vorhanden, weicher, nachgiebiger und geſchmeidiger ſind. Wenn alſo eine ſolche Streifung der Cuticula in der Nähe der Spaltöffnungen, eventuell auf deren Nebenzellen aufhört, ſo wird wohl der phyſiologiſche Grund hiefür in der Sicherung der Bewegungsvorgänge der Stomata zu ſuchen ſein.

Die Spaltöffnungen am Stengel der ſoeben erwähnten Pflanzen *Mercurialis* und *Viola* beſitzen ſtets ausgeſprochene äußere Gelenke; wo aber bei den von mir unterſuchten *Dicotylen* die äußern Gelenke fehlen, z. B. bei *Primula officinalis* und *elatior* (Stengel), *Ranunculus acer* (Stengel), *Mahonia aquifolium* (Blatt), da ſind auch keine typiſchen Nebenzellen zu finden, welche Tatſache den Gedanken Weſtermaiers, (Schwendeners Feſtſchrift S. 67) zu beſtätigen ſcheint.

Bei den Spaltöffnungen der Stengel der von mir unterſuchten *Monocotyledonen — Gramineen* und *Cyperaceen* waren nicht Gegenſtand meiner Unterſuchungen — ſind typiſche Nebenzellen zum Schutze der Funktion der Spaltöffnungsapparate nicht notwendig, denn die Epidermisaußenwand iſt dünner und geſchmeidiger als bei gewiſſen *Dicotylen*. Zudem haben in der Regel die Rückenwände der Schließzellen freien Spielraum für ihre Tätigkeit, weil keine Epidermiswände ſenkrecht auf die Rückenwände der Schließzellen ſtoßen, ſo bei *Smilacina bifolia* (Blatt und Stiel),

Platanthera bifolia (Blatt und Stiel), *Cephalanthera pallens* (Stiel), *Polygonatum multiflorum* (Blatt und Stiel), *Convallaria maialis* (Blatt) etc. — Doch gibt es von der letztern Erſcheinung auch Ausnahmen. So treffen bei den Schließzellen des Blattes von *Cephalanthera pallens* die Radialwände der angrenzenden Epidermiszellen oft gerade ſenkrecht auf die Mitte der Rückenwände der Schließzellen, ebenſo bei *Tamus communis*

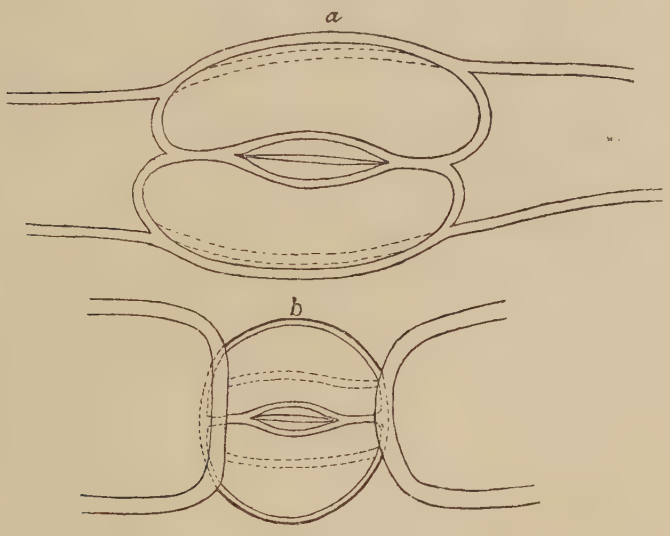

Fig. 27. a Spaltöffnung von *Paris quadrifolia* (Stengel), b von *Convallaria maialis* (Blatt).

(Blatt und Beere). Es iſt auch, wie bereits erwähnt, die Hauptbewegung der Schließzellen von *Cephalanthera pallens* (Blatt) beim Eintreten des Turgors nicht eine Ausbiegung der Rückenwand, ſondern eine Ausdehnung in die Höhe, was mit der Lage der Schließzellen zu den betreffenden Epidermiszellwänden vollſtändig harmoniert. Das Öffnen und Schließen iſt alſo hier durch den Bau und den Mechanismus der Schließzellen ſelbſt, nicht durch Nebenzellen geſichert.

Vergleichen wir endlich auf dem Flächenſchnitte die Spaltöffnungen von *Paris quadrifolia* (Stengel) mit denen von *Convallaria maialis* (Blatt), ſo haben wir noch von einem andern Verhältniſſe zu ſprechen. Es iſt, abgeſehen von den Wandanſätzen der Epidermiszellen an die Schließzellen, die in beiden Fällen nicht ſehr verſchieden ſind, immerhin noch eine Differenz zu erkennen. Der Spaltöffnungsapparat von *Paris quadrifolia* (Stengel) erſcheint durch die am Rücken verlaufenden Epidermiswände viel mehr eingeengt, weil die letztern längs der Spaltöffnung gerade Linien bilden, während bei *Convallaria maialis* dieſes Verhältnis nicht vorhanden iſt (Fig. 27 a und b).

III. KAPITEL.

Geſichtspunkte in Bezug auf die Verteilung der verſchiedenen mechaniſchen Spaltöffnungstypen.

In der Feſtſchrift für Schwendener ſagt Weſtermaier in der citierten Abhandlung: «Der *Helleborus*-Typus iſt ſchon nach dem jetzigen Befund verſchiedener Autoren bei den *Monocotylen* ziemlich verbreitet. Beiſpielsweiſe zeigt ihn ausgeſprochen *Cypripedium inſigne* (Blatt); auch das Blatt von *Tulipa* gehört hieher.»

Bei den von mir unterſuchten *Monocotyledonen* fand ich den *Helleborus*-Typus, oder vielmehr deſſen Modifikation, bei der *Dioſcoree Tamus communis* und zwar am ausgeſprochenſten bei der Beere und beim Stengel, etwas weniger deutlich beim Blatt; doch immerhin iſt auch hier die Form, Dimenſion und Lage der Verdickungsleiſten eine ſolche, welche der Modifikation des *Helleborus*-Typus und nicht dem *Tradescantia*- oder *Amaryllis*-Typus entſpricht (Fig. 28).

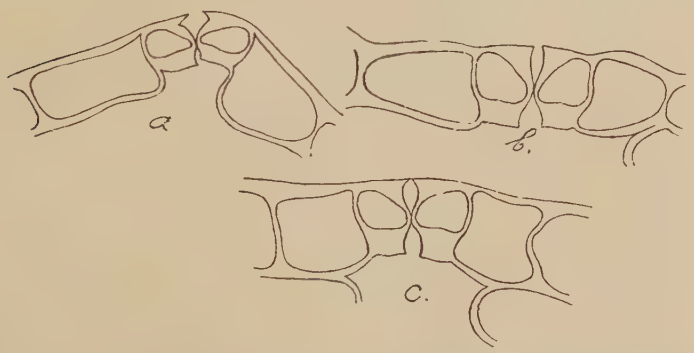

Fig. 28. Spaltöffnungen von *Tamus communis:* a vom Blatt, b vom Stengel und c von der Beere.

Während *Cypripedium insigne,* wie eben erwähnt, den *Helleborus*-Typus aufweiſt, zeigt *Cypripedium Calceolus* den *Tradescantia*-Typus.

Aus dieſen und andern bekannten Erſcheinungen geht hervor, daß nicht ein einziger Faktor, wie z. B. nur die Verwandtſchaft oder nur die Form des Organs beſtimmend auf den Spaltöffnungstypus einwirkt, ſondern daß mehrere Geſichtspunkte in Betracht gezogen werden müſſen, um die Verſchiedenheiten der Spaltöffnungsmechanismen z. B. in der Abteilung der *Monocotylen,* wie auch in den einzelnen Familien derſelben einigermaßen zu verſtehen.

Um die Principien, welche bei der Verteilung der Spaltöffnungstypen unter den *Monocotylen* maßgebend ſind, beſſer zu überblicken, ſtelle ich folgende Fragen:

1. Hat die Verwandtſchaft einen Einfluß auf den Typus der Spaltöffnung?
2. Gibt es einen Zuſammenhang zwiſchen der Form des Organs, z. B. der Blattform, und dem Typus der Spaltöffnung?
3. Gibt es einen Zuſammenhang zwiſchen der Umrißform der Spaltöffnung, von der Fläche geſehen, und dem Typus?
4. Gibt es einen Zuſammenhang zwiſchen den Lebensverhältniſſen (Standort) und dem Typus?

1. Daß verwandte Pflanzen, ganze Familien, Spaltöffnungen aufweiſen, welche in den weſentlichen Punkten übereinſtimmen, iſt bekannt; ich erinnere nur an die Familie der *Coniferen,* ferner der *Gramineen* und *Cyperaceen.* Die Familien der *Lilien, Orchideen, Aſparageen* zeigen in der Regel den *Amaryllis-* oder *Tradescantia*-Typus. Doch finden wir bei den letztgenannten Familien Vertreter, deren Spaltöffnungen bald unweſentliche, bald weſentliche Verſchiedenheiten vom

gemeinſamen Typus aufweiſen; mit andern Worten, in der gleichen Familie können Modifikationen eines Typus oder 2—3 verſchiedene Typen vorkommen.

In ſolchen Fällen wird der Einfluß der Verwandtſchaft durch irgend einen andern Faktor gleichſam unterdrückt. Ein ſolcher Faktor, der bei verwandten Pflanzen Modifikationen eines Typus, oder gar weſentliche Abweichungen vom charakteriſtiſchen Typus der Familie mit ſich zu bringen vermag, iſt die Form des Organs (z. B. Blattform), das die Spaltöffnungen trägt. Damit kommen wir zur Beantwortung der zweiten Frage.

2. Hier handelt es ſich alſo um die Blattform, ſpeziell um das Verhältnis der Breite zur Länge, und es iſt klar, daß im allgemeinen die Einwirkung der Blattform auf den Typus um ſo deutlicher vorhanden ſein wird, je größer dieſe Formverſchiedenheiten ſich geſtalten.

Vergleichen wir zunächſt einige Pflanzen aus der Familie der *Aſparageen*. Das Blatt von *Convallaria maialis* weiſt durchſchnittlich ein Verhältnis der Breite zur Länge von 1 : 3 auf, und hier finden wir annähernd den *Amaryllis*-Typus (Fig. 29 a). *Polygonatum multi-*

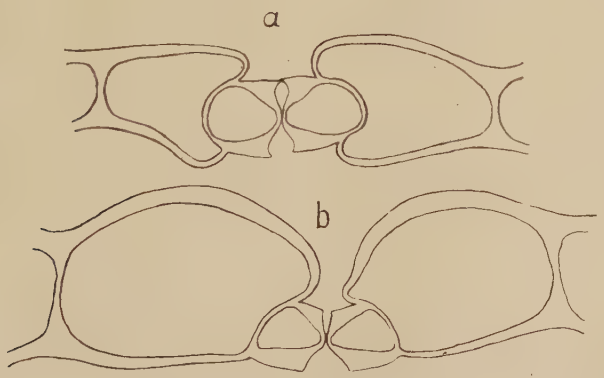

Fig. 29. a Spaltöffnung von *Convallaria maialis* (Blatt). b Spaltöffnung von *Polygonatum multiflorum* (Blatt).

florum beſitzt Blätter, die etwas kürzer, mitunter auch breiter ſind, ſo daß Breite und Länge im Verhältnis von 1 : 2 ſtehen; hier ſind nun die Verdickungsleiſten der Schließzellen im Vergleich zu denjenigen bei den Schließzellen von *Convallaria maialis* von größerer Dimenſion, ſo daß der Typus nicht mehr dem *Amaryllis*-, wohl aber dem *Tradescantia*-Typus entſpricht (Fig. 29 b).

Noch bedeutender ändert ſich das Verhältnis der Breite zur Länge beim Blatt von *Smilacina bifolia*, ſo daß ſich die Verhältniszahlen 2 : 3 ergeben; bei dieſer Spaltöffnung treffen wir den ausgeſprochenen *Tradescantia*-Typus (ſiehe Fig. 2).

Ziehen wir ferner einen Vergleich zwiſchen zwei Vertretern aus der Familie der *Dioſcoreaceen*. *Smilax mauritanica* zeigt ungefähr eine gleiche Blattform wie *Smilacina bifolia*, nämlich das Verhältnis der Breite zur Länge 2 : 3, und dieſes Blatt beſitzt in ſeinen Spaltöffnungen den *Tradescantia*-Typus (Fig. 30).

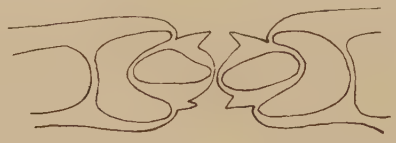

Fig. 30. Spaltöffnung von *Smilax mauritanica* (nach Herbarmaterial).

Vergleichen wir damit eine andere *Dioſcoree* nämlich *Tamus communis*, die in ihrer ganzen äußern Erſcheinung den *Monocotylen*charakter nicht verrät und vor allem nicht in den Blättern. Denn das herzförmige Blatt iſt in der Regel ſo breit wie lang; Breite und Länge verhalten ſich alſo wie 1 : 1. Hier entſprechen nun auch die Formen der Verdickungsleiſten dem Schwendenerſchen *Helleborus*-Typus (ſiehe Fig. 28 a). Während man alſo rückſichtlich der Verwandtſchaft den *Amaryllis*- oder *Tradescantia*-Typus

erwartet, zeigt diese Spaltöffnung den *Helleborus*-Typus und zwar ist es die Form des Blattes, welche diesen Typus verlangt. Denn der Standort und die Form der Spaltöffnung selbst, von der Fläche gesehen, stimmt ungefähr mit den Verhältnissen und Apparaten oben besprochener Pflanzen überein; jedenfalls wäre der Unterschied nicht so gewaltig, daß er einen andern Spaltöffnungstypus zu bedingen vermöchte. Hingegen weicht die Form des Blattes von *Tamus communis* so bedeutend von der charakteristischen Form der *Monocotylen* ab, daß es nahe liegt, die Ursache für einen andern Spaltöffnungstypus gerade hierin zu erblicken.

Von den beiden *Orchideen Platanthera bifolia* und *Cephalanthera pallens* besitzt die erstere schmale, die letztere breitere Blätter, so daß das Verhältnis der Breite zur Länge bei der erstern durch 1:3, bei der letztern durch 2:3 ausgedrückt werden kann. *Platanthera bifolia* zeigt nun in den Spaltöffnungen des Blattes Verdickungsleisten von sehr geringer Dimension, wie sie sonst nur dem reinen *Amaryllis*-Typus zukommen. Und auf den ersten Blick möchte man glauben, daß diese Schließzellen der Form des echten *Amaryllis*-Typus entsprechen, doch bei genauerer Betrachtung findet man, daß infolge der niedrigen Rückenwände der Öffnungsmechanismus nach dem *Tradescantia*-Typus vor sich geht (Fig. 31).

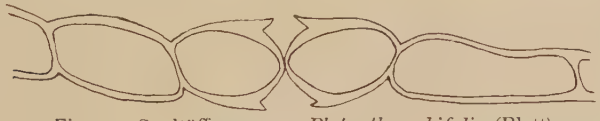

Fig. 31. Spaltöffnung von *Platanthera bifolia* (Blatt).

Ein Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Cephalanthera pallens* (Blatt) erinnert an den *Helleborus*-Typus (Fig. 22 a), besonders entspricht die innere Ver-

dickungsleiſte dieſem Typus und unterſcheidet ſich bedeutend von derjenigen der Stomata von *Platanthera bifolia*. Können wir dieſen Spaltöffnungsapparat auch nicht gerade dem echten *Helleborus*-Typus zuſchreiben, ſo nähert er ſich doch dieſem ſehr, er ſteht gleichſam in der Mitte zwiſchen *Helleborus*- und *Tradescantia*-Typus. Daß hier wirklich die Form des Blattes ihren Einfluß ausübt, geht unter anderm auch daraus hervor, daß z. B. die Spaltöffnung des Stengels wieder den *Tradescantia*-Typus zeigt.

Dieſe Beiſpiele beweiſen, daß bei den *Monocotylen* zwiſchen der Blattform und dem Typus der Spaltöffnung wirklich Beziehungen beſtehen, die mitunter von ſolchem Einfluſſe ſein können, daß die Formen der Verdickungsleiſten oder auch die Dimenſionen der dünnwandigen Stellen der Schließzellen und damit der Öffnungsmechanismus innerhalb der gleichen Familie, ja ſogar an der gleichen Pflanze gewiſſe Differenzen aufweiſen.

3. Beſteht, um zur dritten Frage zu kommen, auch zwiſchen der Umrißform der Spaltöffnung, auf den Flächenſchnitt bezogen, und dem Typus ein innerer Zuſammenhang, eine Wechſelbeziehung, und inwiefern? Der Gedanke iſt nicht neu; ſchon Weſtermaier hat ihn berührt, indem er in ſeiner Schrift «Über Spaltöffnungen und ihre Nebenzellen» (S. 67) ſagt: «Im Hinblicke auf den letztern Fall drängt ſich nebenbei der Gedanke auf, daß nicht einzig bloß bei den *Gramineen*, ſondern auch in andern Fällen die Flächenanſicht einen gewiſſen Anhaltspunkt darüber geben kann, welchem mechaniſchen Typus das betreffende Stoma angehört. Die ungefähr kreisrunde Flächenanſicht im geſchloſſenen Zuſtande läßt nämlich von vornherein die Annahme einer weſentlich ſtärkeren Wölbung der Rücken-

wand, nach Art des *Liliaceen*-Typus, beim Öffnungsvorgang nicht als wahrſcheinlich erſcheinen und weiſt mehr auf eine Querſchnittsveränderung des Lumens hin.»

Auch ich gab mir auf obige Frage zum vornherein eine bejahende Antwort. Denn die Geſetze der Mechanik ſcheinen es durchaus zu verlangen, daß langgeſtreckte Schließzellen leicht die Rückenwand ausbiegen können, den *Gramineen*typus ausgenommen, daß man alſo bei ſolchen Schließzellen die Verdickungsleiſten nach dem *Amaryllis*-Typus finden möchte; eine iſodiametriſche Form des ganzen Spaltöffnungsapparates aber, wobei die Schließzellen bereits ſchon eine bedeutende Krümmung beſitzen, ſcheint nicht dazu beſtimmt zu ſein, ſich noch mehr auszubiegen, ſondern hier wird beim Öffnen in erſter Linie eine Querſchnittslumenveränderung, z. B. nach dem *Helleborus*-Typus, vor ſich gehen. Mit andern Worten, im allgemeinen möchte man bei langgeſtreckten Spaltöffnungsapparaten mehr den *Amaryllis*-, bei iſodiametriſchen den *Tradescantia*- oder *Helleborus*-Typus finden.

Dieſe Vermutung hat ſich aber bei meinen Unterſuchungen nicht durchgehends beſtätigt. Denn ich fand auf Flächenſchnitten iſodiametriſche Stomata, welche bei der einen Pflanze den *Amaryllis*-, bei einer andern den *Helleborus*-Typus zeigten; ſo hat *Convallaria maialis* (Blatt) ziemlich iſodiametriſche Spaltöffnungsapparate und der Querſchnitt gibt das Bild vom *Amaryllis*-Typus (Fig. 29a), während bei der Beere von *Tamus communis*, die ebenfalls faſt kreisrunde Stomata trägt, der *Helleborus*-Typus vertreten iſt (Fig. 28 c). Anderſeits gibt es aber viele langgeſtreckte Schließzellapparate, welche den *Helleborus*-Typus oder deſſen Modifikation zeigen, ſo bei *Tamus communis* (Stengel), bei *Galium Mollugo* (Blatt und Stengel), bei *Anemone*

nemoroſa (Blatt und Stengel), bei *Mercurialis perennis* (Blatt und Stengel), bei *Aquilegia vulgaris* (Stengel), *Orobus vernus* (Stengel) etc., hingegen finden wir bei den geſtreckten Stomata von *Smilacina bifolia* (Stengel) wieder den *Amaryllis*-Typus.

Trotz dieſer Tatſachen kann ich mich inzwiſchen nicht von dem Gedanken losſagen, daß zwiſchen der Form der Spaltöffnung in der Flächenausdehnung und dem Typus mitunter ein enger Zuſammenhang beſtehe. Ein Beweis dafür iſt mir freilich gegenwärtig noch nicht möglich, da hiezu genaue Meſſungen in Bezug auf die Veränderungen der Breite und Höhe der Schließzellen das entſprechende Material liefern müſſen.

4. Die Verwandtſchaft, die Organform und die Umrißform der Spaltöffnung ſind nun aber noch nicht alle Geſichtspunkte, die wir ins Auge faſſen müſſen, um die Verteilung der Spaltöffnungstypen in der Abteilung der *Monocotylen* einigermaßen zu verſtehen; denn auch der Standort, überhaupt die Lebensverhältniſſe einer Pflanze haben ihre Einwirkung auf den Typus.

Bei dem langen ſchmalen Blatte von *Cypripedium inſigne* finden wir wider alle Erwartung den ausgeſprochenen *Helleborus*-Typus. Sowohl aus der Verwandtſchaft als auch aus der Blattform würden wir zum voraus etwa den *Tradescantia*- oder den *Amaryllis*-Typus erwarten. Keines von beiden wirkt alſo entſcheidend auf den Typus ein; es muß ſomit eine andere Urſache vorhanden ſein, welche das Strukturverhältnis beherrſcht. Dieſe iſt nirgend anders zu ſuchen als in den Lebensverhältniſſen der Pflanze, welche für das Öffnen und Schließen der Stomata den geeignetſten Mechanismus erfordern, und der iſt in dieſem Falle der *Helleborus*-Typus. Dieſer Typus iſt es nämlich, welcher nach meinen Unterſuchungen beim Nachlaſſen des Turgors

ſich ſchneller ſchließt als z. B. der *Amaryllis-* oder *Tradescantia*-Typus. Ich brachte nämlich friſche Blätter von *Helleborus foetidus*, von *Paris quadrifolia* und von *Aſpidium Filix mas* in Dunkelheit, und da waren es die Stomata von *Helleborus foetidus*, welche ſich zuerſt ſchloſſen. Ferner dürfen wir annehmen, daß der *Helleborus*-Typus weniger Kraft zum Öffnen brauche als der *Amaryllis*-Typus, denn die Dehnung und zugleich die Krümmung der Schließzellen des letztern werden in ihrem Innern einen größern Druck erfordern als eine bloße Veränderung des Lumenquerſchnittes und eine Scharnierbewegung, welche Veränderungen beim Öffnen und Schließen nach dem *Helleborus*-Typus die Hauptſache bilden. Wenn wir nun bedenken, daß *Cypripedium inſigne* nach zuverläſſigen Angaben eine Pflanze iſt, deren Standort und Lebensbedingungen Schutz gegen allzuſtarke Verdunſtung verlangen, ſo begreifen wir dieſes Abweichen im Spaltöffnungstypus gegenüber andern Gliedern der betreffenden Familie. Denn *Cypripedium Calceolus* verhält ſich in dieſer Beziehung ganz anders; es beſitzt wie viele *Monocotylen* den *Amaryllis*-Typus. Die Verſchiedenheit des Standortes dieſer Pflanze — in der Regel unſere ſchattigen Wälder — beherrſcht hier, ſo ſchließen wir, die Bauverhältniſſe, trotz der ſyſtematiſchen Verwandtſchaft und obwohl die Blattform von *Cypripedium Calceolus* ſogar zu größerm Breitendurchmeſſer hinneigt gegenüber *Cypripedium inſigne*.

Iris Pseudacorus zeigt nach Weſtermaier den *Amaryllis*-Typus, hingegen *Iris germanica* nach Schellenberg einen davon gänzlich verſchiedenen, eigenartigen Typus (Fig. 8).

Dieſe beiden verwandten Pflanzen unterſcheiden ſich keineswegs in der Blattform, wohl aber wiederum

in Bezug auf ihren Standort. Bekanntlich ist *Iris Pseudacorus* eine wasserliebende Pflanze, die nur an feuchtem Standorte gedeiht, während *Iris germanica* mehr auf trockenem Boden vorkommt. Und ich glaube, daß auch hier wiederum die Regulatoren des Gaswechsels und der Transpiration bei Gliedern der gleichen Familie verschiedene Formen besitzen, weil sie zum Standorte in Wechselbeziehung stehen.

Es findet also bei den *Monocotylen* nicht nur ein Zusammenhang zwischen Verwandtschaft und Typus, ferner zwischen Organform, wie auch zwischen Umrißform der Spaltöffnung (auf die Flächenansicht bezogen) und Typus, sondern auch ein solcher zwischen den Lebensverhältnissen und dem Bau-Typus, beziehungsweise Mechanismus der Spaltöffnung statt. Doch wird in der Großzahl der Fälle der Typus der Stomata von der Verwandtschaft abhängig sein und nur in jenen Fällen, wo die Pflanze Organformen aufweist, die von den sonst charakteristischen Dimensionen einer Familie stark abweichen, oder wenn Lebensverhältnisse vorliegen, die von einander sehr verschieden sind, wird der Einfluß der Verwandtschaft auf den Typus der Spaltöffnung von demjenigen der erwähnten Verhältnisse überwogen.

Welche Gesetze hinsichtlich der Verteilung der Spaltöffnungstypen bei den *Dicotylen* sich geltend machen, muß einer spätern Untersuchung vorbehalten werden; wie es scheint, gestalten sich die Verhältnisse hier noch viel komplizierter.

Bei der Abteilung der Farne treffen wir ebenfalls verschiedenartige Bauformen der Stomata. *Aspidium Filix mas* zeigt Spaltöffnungen nach dem *Tradescantia*-Typus, wo die Hauptbewegung beim Öffnungsmechanismus in der Höhenausdehnung der Schließzellen

beſteht; *Oleandra neriifolia* beſitzt Stomata, die im Bau und Mechanismus mit den vorhergehenden etwelche Ähnlichkeit zeigen, wie früher ſchon dargelegt worden. (Vergleiche Fig. 15 b). Bei *Dipteris conjugata* Reinw. ſind die Spaltöffnungsapparate eingeſenkt; die Dimenſionen und Anordnung der Verdickungsleiſten laſſen erkennen, daß der Öffnungsmechanismus ſich von dem, der eben erwähnten Stomata unterſcheidet, denn hier wird ſich die Rückenwand der Schließzellen zur Zeit des erhöhten Turgors nicht unbedeutend ausdehnen.

Die Standortsangaben von *Oleandra neriifolia* und *Dipteris conjugata* nach Raciborſki[11]) laſſen mitunter ſtarke Inſolation wirkſam ſein; außerdem erhellt aus der Anatomie der Stomata, daß dies bei *Dipteris* in höherm Grade der Fall iſt.

Wenn wir endlich noch die Spaltöffnungen der Farngattung *Niphobolus* heranziehen, wie ſie uns von Gieſenhagen[12]) dargeſtellt wurden, ſo finden wir auch hier wiederum eine große Mannigfaltigkeit der Bauverhältniſſe und der Lage der Stomata. Vermutlich liegt bei *Niphobolus Bonii*, *N. spissus*, *N. confluens* ein ähnlicher Typus vor wie bei *Oleandra neriifolia*, doch fehlen bei letzterer Pflanze die Nebenzellen. Wie es ſcheint, hat aber Gieſenhagen ſpeziell auf die Dimenſionen und Formen der Verdickungsleiſten bei den Spaltöffnungen der verſchiedenen Spezies von *Niphobolus* nicht beſonderes Gewicht gelegt. Um bei den Farnen die leitenden Geſichtspunkte, nach denen die Spaltöffnungstypen verteilt ſind, einigermaßen herauszufinden, müßte natürlich die Anzahl der Unterſuchungsobjekte bedeutend vermehrt werden, was mir jetzt nicht möglich iſt.

IV. KAPITEL.

Spaltöffnungen an unterirdiſchen Organen.

Anatomiſch-phyſiologiſche Arbeiten über Spaltöffnungen unterirdiſcher Organe wurden, meines Wiſſens, bisher verhältnismäßig wenige veröffentlicht.

Die mir bekannten Abhandlungen ſind mehr beſchreibender Natur und befaſſen ſich nicht näher mit der Funktion dieſer dem Lichte entzogenen Stomata. So beſpricht A. Guillaud[13]) im Jahre 1878 in ſeinen Thèſes etc. ganz kurz das Ausſehen der Flächenanſicht von den Spaltöffnungen des Rhizoms von *Polygonatum multiflorum* und von *Convallaria maialis;* im Jahre 1880 erſchien von R. Hohnfeldt[14]) als Inaug.-Diſſertation in Königsberg eine Arbeit «Über das Vorkommen und die Verteilung der Spaltöffnungen auf unterirdiſchen Pflanzenteilen», worin er erwähnt, daß er 71 Pflanzenarten unterſucht und nur wenige Rhizome gefunden habe, welche gänzlich der Stomata entbehren. Auch J. Coſtantin[15]) kommt auf die Arbeit Hohnfeldts zu ſprechen und führt als die hauptſächlichſten Reſultate derſelben folgende an:

«1. Il y a plus de stomates en general sur les tiges aériennes, que sur les tiges souterraines; les stomates peuvent même manquer sur ces dernières (*Asarum europaeum, Senecio saracenicus, Campanula glomerata etc.*)

2. Il y a des stomates sur les bractées écailleuses souterraines, mais, en general, moins à surface égale que sur les feuilles aériennes.

3. Il y a souvent plus de stomates à la face supérieure qu' à la face inférieure des écailles souterraines.»

Im Jahre 1890 erſchien in Halle-Wittenberg eine Inaug.-Diſſertation von L. Heydrich[16]) «Beiträge zur vergleichenden Anatomie einiger Zwiebelgewächſe», worin auch die unterirdiſchen Stomata kurz berührt werden, doch berückſichtigt der Verfaſſer nach Juſts Jahresbericht nur die Flächenanſicht derſelben und beſchränkt ſich auf die Mitteilung, daß ſie, «wenig länger als breit, mitunter ſogar breiter als lang ſind.»

Meine Unterſuchungen beziehen ſich auf die Anatomie und zum Teil auch auf die Funktion der unterirdiſchen Spaltöffnungen. Vorab befaßte ich mich mit dem Studium der Stomata an den Rhizomen von *Polygonatum multiflorum* und von *Convallaria maialis.*

Der Wurzelſtock von *Polygonatum multiflorum* hat zahlreiche Spaltöffnungen. Sie ſind ringsum ziemlich gleichmäßig verteilt, ſo daß ſich in dieſer Hinſicht zwiſchen der der Erdoberfläche zugekehrten und der entgegenſetzten Seite kein Unterſchied zeigt.

Anfangs Mai fand ich bei jedem friſch ausgegrabenen Rhizom eine nicht geringe Anzahl offener Apparate, anfangs Juli hingegen waren jedesmal nur noch wenige offene wahrzunehmen. Neben dieſen funktionstüchtigen bemerkte ich aber auch funktionsloſe Stomata.

Die anatomiſchen Unterſuchungen der beiden Arten von Spaltöffnungsapparaten ergaben folgende Reſultate.

I. Die funktionierenden Stomata, d. h. jene, welche in einem entſprechenden Abſchnitte der Vegetationsperiode als Verkehrsſtellen des Gasaustauſches dienen, ſind von der Fläche geſehen in der Regel iſodiametriſch, im geöffneten Zuſtande oft bedeutend breiter

als lang (Breite zur Länge wie 3:2). Da auf dem Flächenſchnitte die Cuticularleiſte zugleich mit der Verdickungsleiſte ſtark hervortritt, nimmt ſich das Bild etwas anders aus als ein Spaltöffnungsapparat des Blattes, unter anderm auch deswegen, weil die Schließzellen chlorophyllfrei, dafür aber mit feinen Stärkekörnern angefüllt ſind. Die offene Centralſpalte erſcheint gewöhnlich als eine kleine Ellipſe. Typiſche

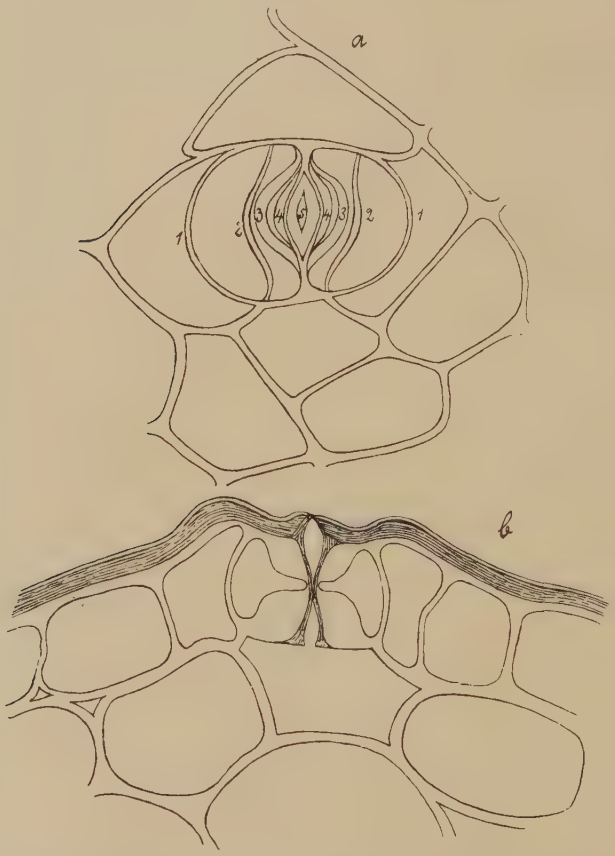

Fig. 32. Spaltöffnung des Rhizoms von *Polygonatum multiflorum* a Flächenanſicht (offen), 1—1 Rückenwände, 2—2 Wandanſätze, 3—3 Cuticula ſamt Verdickungsleiſten, 4—4 äußere Hörnchenſpalte, 5 offene Centralſpalte, b Querſchnitt.

Nebenzellen ſind nicht vorhanden; wohl aber werden die Schließzellen von 4—6 Nachbarzellen umgeben, deren Radialwände dünner ſind als die übrigen Epidermiszellen (Fig. 32 a). Auf dem Querſchnitte (Fig. 32 b) fallen uns die ſtarkentwickelten Verdickungsleiſten auf, welche ein ſtreitaxtähnliches Lumen begrenzen; die dünne Stelle auf der Bauchwandſeite iſt ſehr ſchmal; die Rückenwände ſind von anſehnlicher Ausdehnung. Die Cuticularſubſtanz zieht ſich bis zu den innern Hörnchen hinein. In vielen Fällen trifft man eine geräumige, innere Atemhöhle.

II. Von dieſen funktionierenden Stomata unterſcheiden ſich deutlich die funktionsloſen, d. h. jene, welche früher funktioniert haben, jetzt aber aus verſchiedenen Gründen für immer verſchloſſen bleiben. Auf dem Flächenſchnitte erkennt man ſie leicht an ihrer gelblichen Farbe, die von der Cuticularſubſtanz herrührt, welche die ganze, zwiſchen den Schließzellen liegende Spalte ausfüllt. Wie aus den Querſchnittfiguren zu erſehen iſt, gibt es verſchiedene Arten von funktionsloſen Spaltöffnungen.

a. Fig. 33 zeigt uns einen außer Tätigkeit geſetzten Apparat, bei dem die Schließzellen vom Rücken her zuſammengedrückt und zuſammengeſchrumpft ſind, und deren Lumen infolge deſſen ſehr verengert und deformiert iſt. Vorhof und Centralſpalte ſind mit lockerer, wenig kompakter Cuticularſubſtanz ausgefüllt. Die Subſtanz der Verdickungsleiſten erſcheint ſchwach gelblich. Die Atemhöhle iſt durch eingewachſene Zellen auf ein Minimum beſchränkt.

b. In Fig. 34 ſehen wir eine andere Art funktionsloſer Stomata. Die Schließzellen ſind nicht deformiert, hingegen ſind die Verdickungsleiſten ſehr dick und mächtig entwickelt, ſo daß das Lumen ſchmal und

klein wird. Die Atemhöhle iſt total verſchwunden; denn die innern Hörnchen ſind mit der Membran der

Fig. 33. Funktionsloſe Spaltöffnung am Rhizom von *Polygonatum multiflorum.*

zunächſtliegenden Zelle verwachſen. Dieſe Art funktionsuntüchtiger Spaltöffnungen treffen wir am häufigſten.

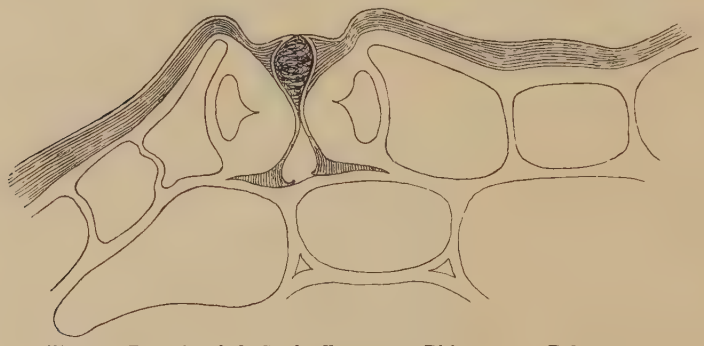

Fig. 34. Funktionsloſe Spaltöffnung am Rhizom von *Polygonatum multiflorum.*

c. In Fig. 35 finden wir endlich noch eine dritte Art funktionsloſer Stomata. Nebſt der Verſtopfung des Vor- und Hinterhofes und der Centralſpalte zeigt ſich ein eigentümlicher Verſchluß von innen. Es lagert

ſich nämlich hart an die Schließzellen, tropfenartig, eine Kerngummi ähnliche Subſtanz, welche jede Kommunikation von außen mit der noch vorhandenen, innern Atemhöhle vollſtändig unterbricht.

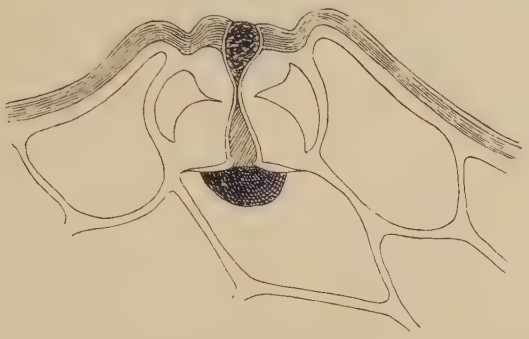

Fig. 35. Funktionsloſe Spaltöffnungen am Rhizom von *Polygonatum multiflorum*.

Solche außer Tätigkeit geſetzte Spaltöffnungen finden ſich am häufigſten an ältern Teilen eines Rhizoms, doch kommen neben dieſen immer noch funktionierende vor.

Behandelt man den Flächenſchnitt von einem ältern Rhizom mit Phloroglucin und Salzſäure, ſo zeigen die Schließzellen der funktiosloſen Stomata gewöhnlich die Verholzungsreaktion und häufig ebenſo die Nachbarzellen, die rings um die Spaltöffnung gelagert ſind.

Zwiſchen dieſen beiden Arten von Stomata, den funktionstüchtigen und den funktionsloſen, gibt es noch eine dritte Art, ich möchte ſie ruhende nennen. Als ich nämlich Ende Juli und Anfangs Auguſt die Rhizome von *Polygonatum multiflorum* unterſuchte, fand ich, wie bereits erwähnt, immer nur eine ſehr kleine Zahl offener Stomata, mit denen ich experimentieren konnte; weitaus die Großzahl zeigte keine Empfindlichkeit für Waſſerzuſatz. Da man ſich nun nicht leicht denken kann, daß auch im Frühjahr wäh-

rend des Saftſteigens die gleiche geringe Zahl von Stomata tätig ſei, da ferner dieſe Stomata vollſtändig mit den funktionierenden übereinſtimmen und ihre Schließzellen in gleicher Weiſe mit Stärkekörnern gefüllt ſind, wird man wohl annehmen dürfen, daß ſie nach der Fruchtreife ihre Tätigkeit einſtellen, um ſie im Frühjahr aufs neue zu beginnen.

Wie am Rhizom von *Polygonatum multiflorum*, ſo gibt es auch an demjenigen von *Convallaria maialis* funktionierende und funktionsloſe Spaltöffnungen. Die letztern finden ſich wiederum hauptſächlich an ältern Partien des Rhizoms, welche gewöhnlich die direkte Fortſetzung des oberirdiſchen Stengels bilden, wo zugleich auch die Niederblätter fehlen, während die tätigen Stomata beſonders auf jüngern horizontalen Ausläufern unter den Niederblättern zu finden ſind. Die Spaltöffnung iſt hier eingeſenkt, während ſie am Rhizom von *Polygonatum* etwas über das Niveau der Epidermis erhaben iſt. Man iſt geneigt, anzunehmen, daß die Erhöhung über die Epidermis deshalb vorhanden iſt, damit das durch den Boden ſickernde Regenwaſſer günſtig über die Stomata abfließen kann, ohne die Cuticular- und Centralſpalte mit Erdteilchen zu verſchließen. Dieſe Anordnung würde alſo nebſt den großen äußern Hörnchen einen Schutz gegen Verſtopfung der Spalte bieten. Die vertiefte Spaltöffnung beim jungen Rhizom der *Convallaria* iſt durch zarte, ringsum einhüllende Niederblätter vor Verſtopfung geſchützt. Damit aber dennoch eine ausgiebige Atmung ſtattfinden kann, ſind die Stomata eingeſenkt und es iſt ſo ein Hohlraum zum leichtern Gasaustauſch geſchaffen.

Die tätigen Spaltöffnungen der Rhizome von *Convallaria maialis* (Fig. 36 a) und *Polygonatum mul-*

tiflorum ſtimmen im Flächenſchnitte in Bezug auf die Form (Breite zur Länge 4:3) mit einander überein,

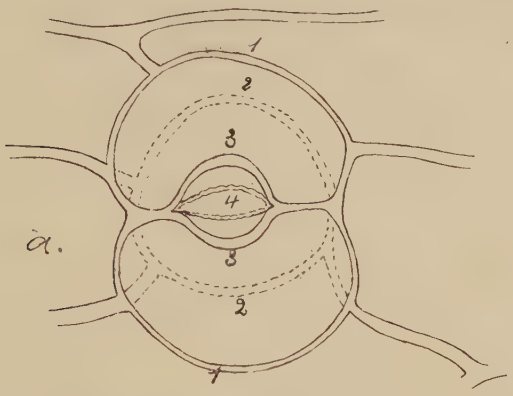

Fig. 36. a. Spaltöffnung des Rhizoms von *Convallaria maialis*, Flächenſchnitt; 1—1 Rückenwände, 2—2 Wandanſätze, 3—3 äußere Hörnchenſpalte, 4 Centralſpalte (offen).

doch ſind die Stomata von *Convallaria* bedeutend größer, aber an Zahl geringer. Einen weſentlichen Unterſchied hingegen weiſt der Querſchnitt der beiden angeführten Stomata auf. Die Verdickungsleiſten von *Convallaria* ſind nämlich gering und entſprechen dem echten *Liliaceen*-Typus, wie er an Blatt und Stengel

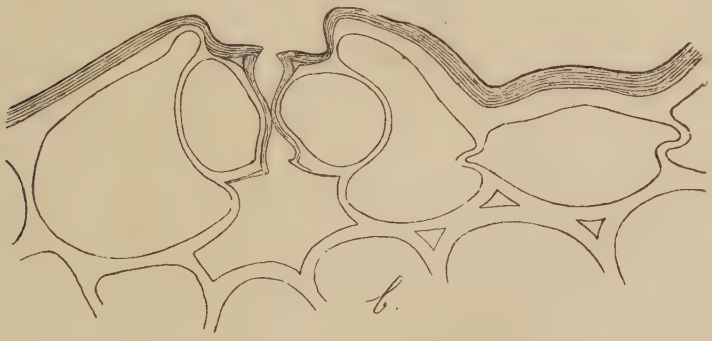

Fig. 36. b. Spaltöffnung des Rhizoms von *Convallaria maialis*, Querſchnitt.

derſelben Pflanze vorkommt (Fig. 36 b). Die Cuticula iſt geſchichtet und zieht ſich bis in die innere Atem-

höhle hinein. Die rundlichen Lumina der Schließzellen ſind ebenfalls mit Stärkekörnern angefüllt, die aber größer und zahlreicher ſind als jene von *Polygonatum*.

Von den funktionsfähigen Spaltöffnungen heben ſich wiederum ſchon auf Flächenſchnitten die funktionsloſen deutlich ab, ſie ſind bedeutend breiter als lang; ferner haben Cuticular- und Centralſpalte nicht die

Fig. 37. a. Funktionsloſe Spaltöffnungen von *Convallaria maialis* (Flächenſchnitt); 1-1 Wandanſätze, 2-2 Bauchwände, 3 Rinne oder Einſenkung in der Cuticularſubſtanz, 4-4 Verwachſungsmembranen der Schließzellen (punktierte Linien), b. Funktionsloſe Spaltöffnung von *Polygonatum multiflorum*.

Richtung der Längsachſe der Spaltöffnung, ſondern nehmen eine ſenkrechte Lage dazu ein. Während dieſe intereſſante Form bei den funktionsloſen Stomata von *Convallaria* (Fig. 37 a) typiſch iſt, treffen wir bei *Polygonatum* nur in ſeltenen Fällen auf eine Spaltöffnung, welche dieſe Querorientierung der Centralſpalte einigermaßen an ſich trägt (Fig. 37 b).

Fig. 38 zeigt uns den Querſchnitt durch einen funktionsloſen Spaltöffnungsapparat. Die Cuticularſubſtanz der beiden Schließzellen iſt verwachſen und füllt Vor- und Hinterhof, wie auch die Centralſpalte, vollſtändig aus. Die Bauchwände der Schließzellen zeigen keine dünnen Stellen mehr, ſondern ſind von den äußern bis zu den innern Hörnchen von gleicher und bedeutender Mächtigkeit.

Fig. 38. Funktionsloſe Spaltöffnung von *Convallaria maialis* (Querſchnitt).

Sichtlich beziehen ſich die Worte Guillauds [S. 58 [13]] auf ſolche außer Tätigkeit ſtehende Stomata, da er ſchreibt: «On y trouve des stomates globuleux réduits à leurs deux cellules de bordure et placés en travers au milieu d'une longue cellule ordinaire d'épiderme. L'ouverture du stomate est ainsi traversale,

ce qui n'est pas le cas ordinaire dans les stomates des rhizomes.»

Über die von mir berührten Verhältniſſe, ſpeziell über den Unterſchied zwiſchen funktionsfähigen und funktionsloſen Apparaten, iſt aus dieſer Bemerkung nichts zu entnehmen. Denn die tätigen Stomata ſind, wie wir ſahen, normal gebaute Apparate, bei denen Anatomie und Mechanik vollſtändig dem echten *Amaryllis*-Typus entſprechen. Dieſe kommen in weit größerer Zahl vor als die funktionsloſen (ihre Anzahl verhält ſich wie 10:2), und ſie ſind in erſter Linie an den horizontal abzweigenden Rhizomteilen, welche ſich durch weißliche Farbe auszeichnen, zu finden; an ältern Teilen des Wurzelſtockes, die von gelblicher Farbe ſind, treffen wir zunächſt Übergangsformen und endlich jene abnormalen, funktionsloſen Spaltöffnungen.

Nach dieſen anatomiſchen Darlegungen erübrigt mir noch etwas von der phyſiologiſchen Bedeutung und beſonders von der Urſache des Öffnens und Schliessens dieſer unterirdiſchen Stomata zu ſagen.

Bekanntlich ſind die Spaltöffnungen der oberirdiſchen Organe einerſeits Verkehrsſtellen der zur Aſſimilation und Atmung notwendigen Gaſe, anderſeits Regulatoren der Tranſpiration. Die Tätigkeit der Spaltöffnungen an unterirdiſchen Organen wird nur teilweiſe die gleiche ſein. Zunächſt wird es ſich um die Atmung handeln. Wie es ſich dagegen mit der Regulierung der Tranſpiration und mit der Aufnahme von Kohlenſäure für die Aſſimilation der oberirdiſchen Organe verhält, iſt ſchwer zu ſagen. Doch iſt letztere Funktion nicht unwahrſcheinlich; denn bei dem matten Lichte im Schatten des Buchenwaldes könnte eine Vermehrung der Zufuhr der Kohlenſäure durch die unterirdiſchen Stomata gewiß von Vorteil ſein.

Mag nun auch die phyſiologiſche Bedeutung der unterirdiſchen Stomata zum Teil die gleiche ſein wie diejenige der oberirdiſchen, ſo iſt jedenfalls ſicher, daß das eigentliche Agens des Öffnens und Schließens des Apparates ein anderes iſt; denn Schwendener [S. 6[4]] hat beſtätigt, was Mohl [S. 6[1]] ſchon gefunden hatte, daß die Spaltöffnungen grüner Organe im Sonnenlichte, d. h. bei dem durch Aſſimilation geſteigerten Turgor ſich öffnen, und er hat zugleich auch nachgewieſen, daß Dunkelheit, beziehungsweiſe der ſinkende Turgor, ſie ſchließt; Schellenberg [S. 13[5]] wiederholte die Verſuche und widerlegte die diesbezüglichen Einwände von Leitgeb. Bei den Schließzellen an den unterirdiſchen Wurzelſtöcken von *Polygonatum* und *Convallaria*, überhaupt aller im Dunkel des Bodens verborgenen Stomata, kann es ſich nicht um eine Aſſimilationstätigkeit handeln, da jedes Chlorophyll fehlt und die Apparate vollſtändig dem Lichte entzogen ſind.

Um den phyſiologiſchen Urſachen des Öffnens und Schließens dieſer Spaltöffnungen auf die Spur zu kommen, machte ich folgende Verſuche.

Ich behandelte Flächenſchnitte, welche ich im Mai an unmittelbar aus der Erde gegrabenen Rhizomen machte, mit verdünntem Glycerin, worauf ſie ſich ſchloſſen. Sogleich nach dem Verſchluß goß ich wieder Waſſer hinzu, die Plasmolyſe in den Schließzellen hob ſich ſehr raſch und die Centralſpalte öffnete ſich wieder. Dieſes Spiel des Öffnens und Schließens habe ich bei jedem Präparat drei- bis viermal wiederholt und machte dabei viele Meſſungen, von denen ich zum beſſern Verſtändniſſe der Bewegungsvorgänge einige anführen will. Die nachſtehenden Meſſungen wurden auf Flächenſchnitten an Spaltöffnungen von *Polygonatum* gemacht.

		Offen im Waſſer.	Nach Zuſatz v. Glycerin.	Zum 2. Mal im Waſſer.
I.	Geſamtbreite der Spaltöffnung:	29	25	29
	Breite der Centralſpalte:	3	0	3
II.	Geſamtbreite der Spaltöffnung:	28½	25	29
	Breite der Centralſpalte:	1	0	2
III.	Geſamtbreite der Spaltöffnung:	31	27	31
	Breite der Centralſpalte:	2	0	2

Wie man aus dieſen Angaben erſehen kann, machen die Rückenwände bei Waſſerentzug, beziehungsweiſe bei Waſſerzufuhr, ſtets eine anſehnliche Bewegung, während diejenige der Centralſpalte immer etwas kleiner iſt; der Unterſchied ſchwankt zwiſchen 1—3 Teilſtrichen. Aus der zweiten Meſſung kann man auch erſehen, daß durch Waſſerzufuhr die Centralſpalte, nachdem ſie verſchloſſen geweſen, ſogar ſich noch weiter öffnen kann, als dies vor dem Verſchluſſe der Fall geweſen, welche Tatſache mir mehrmals begegnete.

Aus dieſen Vorgängen erhellt wenigſtens ſo viel, daß jedenfalls ein Hauptagens des Öffnens und Schliessens dieſer dem Lichte entzogenen Stomata das Waſſer bildet, d. h. größere Feuchtigkeit wird dieſe Spaltöffnungen öffnen, während ſie ſich bei einem gewiſſen Grade von Trockenheit ſchließen werden.

Ich prüfte auch, ob die Schließzellen für temperiertes oder lauwarmes Waſſer empfindlicher wären als für kaltes, doch konnte ich durchaus keine Steigerung der Empfindlichkeit wahrnehmen. Ferner brachte ich Rhizome, die ſchon geraume Zeit dem Waldboden enthoben waren, und an denen ich keine offenen Apparate mehr fand, während 12 Stunden in feuchte Luft und Dunkelheit bei einer Temperatur von ungefähr

15—18°. Als ich hernach von diesen Wurzelstöcken Schnitte beobachtete, konnte ich ziemlich viele offene Stomata wahrnehmen.

Bei den Versuchen mit verdünntem Glycerin fiel mir besonders auf, daß die Schließzellen beim Öffnungsvorgange längst wieder ihren Turgor gewonnen hatten, als in den benachbarten Epidermiszellen noch Plasmolyse herrschte. Es rührt das vielleicht zunächst daher, daß die Membranen der Schließzellen dem Wasser leichter zugänglich sind, als die der Epidermiszellen; vermutlich enthalten aber die erstern auch eine endosmotisch sehr wirksame Substanz. Dieses Experiment des Verschlusses mittels Zusatz von Glycerin kann selbstverständlich auch an chlorophyllhaltigen Schließzellen gemacht werden; doch gelang es mir nie, durch Zusatz von Wasser auf diese Weise geschlossene Stomata von Blättern unmittelbar nachher wieder zu öffnen, wiewohl die Plasmolyse aufgehoben war. Demnach liegt also bei den betreffenden unterirdischen Stomata ein Moment vor, welches die Wasseraufnahme beschleunigt.

Konnte ich auch die Frage nach den physiologischen Ursachen, welche das Öffnen und Schließen unterirdischer Spaltöffnungen bewirken, nicht erschöpfend und vollständig lösen, so kann ich dennoch folgende Tatsachen aus den vorausgegangenen Untersuchungen feststellen:

1. An den Rhizomen von *Polygonatum multiflorum* und *Convallaria maialis* gibt es nebst einer großen Zahl funktionsloser auch tätige Stomata, welche aber selbst bei der größten Öffnung nur eine kleine Centralspalte aufweisen.

2. Bei diesen unterirdischen Spaltöffnungen sind die Schließzellen nicht mit Chlorophyll besetzt, son-

dern ſie enthalten vor allem Stärke; ob ſie ſonſt noch chemiſche Verbindungen enthalten, bleibt dahingeſtellt. Das Licht, welches die erſte Urſache des Öffnens der Stomata oberirdiſcher, grüner Organe iſt, kann alſo hier ſelbſtredend keine Rolle ſpielen.

3. Waſſerzufuhr bei beſtimmten Temparaturverhältniſſen bewirkt Turgor in den Schließzellen und ſomit Öffnung derſelben, während Waſſerverluſt die Stomata ſchließt. Die Frage, ob chemiſche Vorgänge, z. B. Stärkeauflöſung durch Fermente, beim Öffnen und Schließen beteiligt ſind, bleibt vorderhand noch offen.

Es wäre nun allerdings auch intereſſant geweſen,

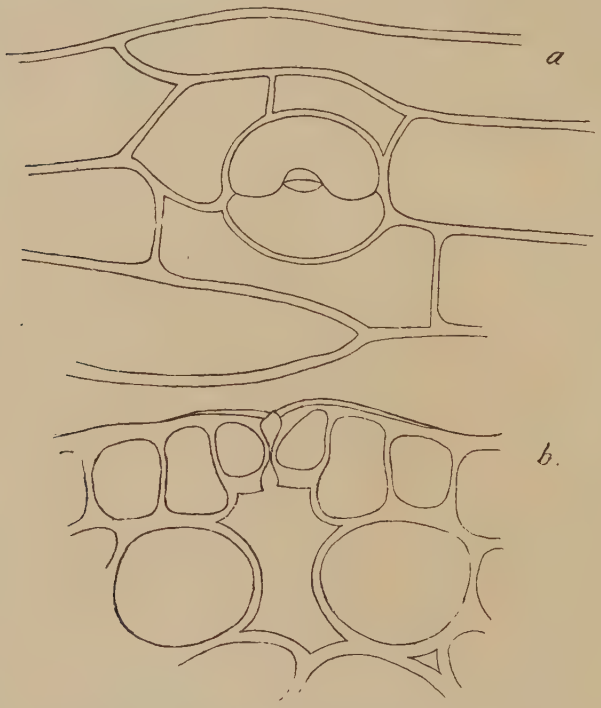

Fig. 39. Spaltöffnung am Rhizom von *Mercurialis perennis*, a Flächenanſicht, b Querſchnitt.

zu unterſuchen, ob die Stomata an den Rhizomen *dicotyler* Pflanzen das gleiche Verhalten zeigen, wie diejenigen der *Monocotylen.* Ich habe indeſſen nur mit dem Studium des Baues der Spaltöffnungen am Rhizom von *Mercurialis perennis* begonnen und gefunden, daß dieſelben alle in der gleichen Richtung orientiert ſind und zwar in der Richtung der Längsachſe des Rhizoms. Der Typus ſtimmt mit demjenigen an Blatt und Stengel überein, doch ſind die Verdickungen der Schließzellen weit geringer (Fig. 39).

Der Inhalt der letztern zeigt wie bei *Polygonatum* und *Convallaria* die Stärkereaktion. Leider hatte ich in vorgerückter Jahreszeit nicht mehr das Glück, offene Stomata zu finden, und ſo war es mir nicht mehr möglich, nach den Agentien des Öffnen und Schließens zu forſchen. Da die Spaltöffnungen an dieſem Rhizom ſehr ſpärlich vorhanden ſind, werden diesbezügliche Verſuche längere Zeit in Anſpruch nehmen.

V. KAPITEL.

Schwammgewebe.

Haberlandt[17]) ſchreibt in ſeiner phyſiologiſchen Pflanzenanatomie dem Schwammgewebe drei Funktionen zu und zwar Zuleitung, Aſſimilation und Durchlüftung. Abgeſehen von den Forſchungen dieſes Autors iſt mir eine ſo eingehende anatomiſch-phyſiologiſche Spezialarbeit über das Schwammparenchym nicht bekannt.

Die meiſten Pflanzen, deren Schwammgewebe ich unterſuchte, ſind Schattenpflanzen aus dem Buchenwalde. Ein gemeinſames Merkmal des Schwammgewebes, das dieſe Schattenpflanzen auszeichnen würde, konnte ich nicht finden. Wohl dehnen ſich die Arme der Schwammparenchymzellen faſt bei allen dieſem Standorte angehörigen Pflanzen in horizontaler Richtung aus, und nur ſelten trifft man Arme in der Richtung ſenkrecht zur Blattfläche, welches Verhältnis ſich aber auch an Blättern, die dem direkten Sonnenlichte ausgeſetzt ſind, zeigt. Wenn überhaupt Schwammgewebezellen Arme ſenkrecht zur Blattfläche ausſenden, ſo ſind ſie in der Regel ſehr kurz, wie z. B. im Sonnenblatt von *Fagus ſilvatica*. Eine Ausnahme hievon macht allerdings die Gefäßkryptogame *Aſpidium Filix mas*, über welche ich weiter unten ſprechen werde.

Ein erſter Punkt, auf den ich infolge meiner Beobachtungen hinweiſen möchte, iſt ein Unterſchied zwiſchen den unterſuchten *Monocotyledonen* und *Di-*

cotyledonen. Wenn wir Schwammgewebezellen von *Monocotylen* und *Dicotylen* auf dem Querſchnitte eines

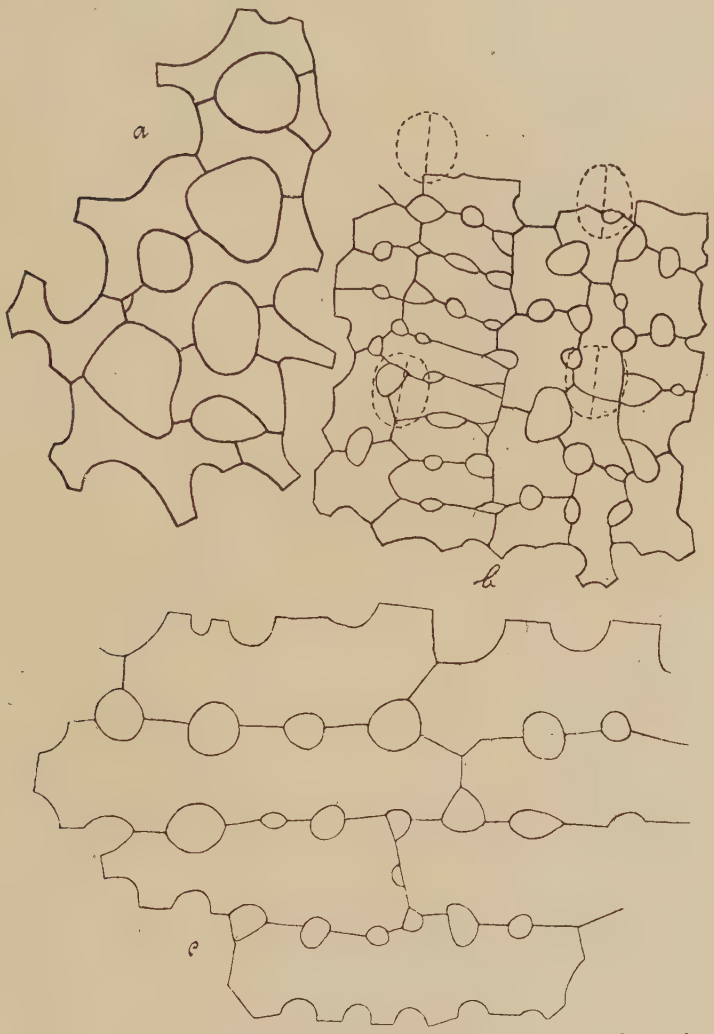

Fig. 40. Schwammgewebe: a von *Ranunculus acer.* b von *Polygonatum multifl.* c von *Platanthera bifolia.*

Blattes nebeneinander betrachten, ſo werden wir keinen großen Unterſchied wahrnehmen, wenn wir ſie aber auf

Flächenſchnitten mit einander vergleichen, ſo werden wir in vielen Fällen aus der Form der Zellen und der relativen Größe der Intercellularräume die *Monocotyle* von der *Dicotyle* unterſcheiden können; wir werden ſagen können, ein gewiſſer Bau des Schwammgewebes iſt nur einem *monocotylen* Blatte eigen und wird nie oder ſelten bei einem *dicotylen* zu finden ſein.

Die Schwammgewebezellen der *Dicotylen* verraten in horizontaler Ausdehnung durchaus keine bevorzugte Streckungsrichtung, ſie entfalten ihre Arme nach allen Seiten gleichmäßig (Fig. 40 a). Die Zellen der *Monocotylen* hingegen zeigen in vielen Fällen in irgend einer Richtung eine vorwiegende Streckung. Wenn wir z. B. die Schwammparenchymzellen zwiſchen zwei Gefäßbündeln von *Cephalanthera pallens* auf einem Flächenſchnitte ins Auge faſſen, ſo ſehen wir, daß die einzelnen Schwammgewebezellen nach verſchiedenen Richtungen geſtreckt ſind. Bekanntlich ſtehen dieſe Zellen im Dienſte der Stoffleitung; die erſte und zweite Reihe der an die Gefäßbündel angrenzenden Zellen ſind deshalb in der Richtung der letztern geſtreckt, dann folgen zwei Reihen, die quer dazu orientiert ſind, und in der Mitte verläuft wieder eine mit Längsrichtung. Bei *Galanthus nivalis* und *Platanthera bifolia* (Fig. 40 c) ſind die Schwammparenchymzellen alle nach der Längsachſe des Blattes geſtreckt.

Bei *Carex remota* ſind iſodiametriſche Zellen ebenfalls in Reihen angeordnet, aber jene, welche die Atemhöhlen begrenzen, beſitzen langgeſtreckte Form und heben ſich deutlich ab von den übrigen, angrenzenden Zellformen (Fig. 41 a).

Dieſe Anordnung der Schwammgewebezellen in Reihen und die damit verbundene, vorwiegende Streckung findet ſich bei langen ſchmalen Blättern,

welche den *Monocotylen* vielfach charakteriſtiſch ſind. Sobald aber das Blatt *monocotyler* Pflanzen eine brei-

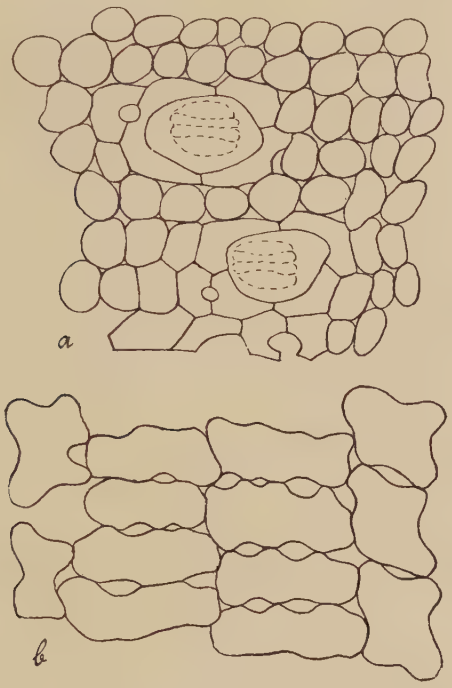

Fig. 41. Schwammgewebe: a. von *Carex remota*.
b. von *Convallaria maialis*.

tere Form beſitzt, wobei das Verhältnis der Länge zur Breite 3:2 oder gar 1:1 iſt, wie z. B. bei *Paris quadrifolia, Smilacina bifolia, Tamus communis,* ſo zeigt ſich keine bevorzugte Streckungsrichtung der Schwammgewebezellen mehr, ſondern ſie ſenden ihre Arme wie die der *Dicotylen* in horizontaler Richtung nach allen Seiten gleichmäßig aus, ſo daß man einzig aus der Form der Zellen nicht mehr auf die Abteilung der *Monocotylen* ſchließen kann (Fig. 42 a, b, c).

Es zeigt ſich auch hierin wieder, daß die Gewebe eines *monocotylen* Blattes weit empfindlicher ſind, als

das bei den *Dicotylen* der Fall iſt, indem die Zellformen eine ſolche Abhängigkeit von einer beſtimmten

Fig. 42. Schwammgewebezellen: a. von *Paris*, b. von *Smilacina*, c. von *Tamus*.

Organform zum Ausdruck bringen. Ein Blatt ſo ſchmal, wie *Helleborus foetidus* es beſitzt, zeigt in Bezug auf die Richtung der Schwammgewebezellen das gleiche Bild, wie z. B. *Plantago maior* oder *Oxalis acetoſella*, deren Blätter rundlich ſind (Fig. 43 a und b). Während alſo bei den *Monocotylen* die Form des Blattes ſowohl auf den Spaltöffnungstypus, als auch auf die Form

und Richtung der Schwammgewebezellen einen Einfluß hat, iſt das beim *dicotylen* Blatt nicht der Fall.

Fig. 43. Schwammgewebe: a. von *Helleborus*, b. von *Oxalis*.

Wenn nun auch gewiſſe Blätter der *Monocotylen* infolge ihrer Breite in den Schwammgewebezellen keine irgendwie bevorzugte Streckungsrichtung erkennen laſſen, ſo ſind dennoch die Intercellularräume ſtets

von relativ geringerer Größe als bei den *Dicotylen*. Damit ſind wir bei einem zweiten Punkte angelangt.

Paris, Platanthera, Smilacina, Tamus (Fig. 40 c, 42 a, b, c und 43) werden z. B. niemals ſo große Intercel-

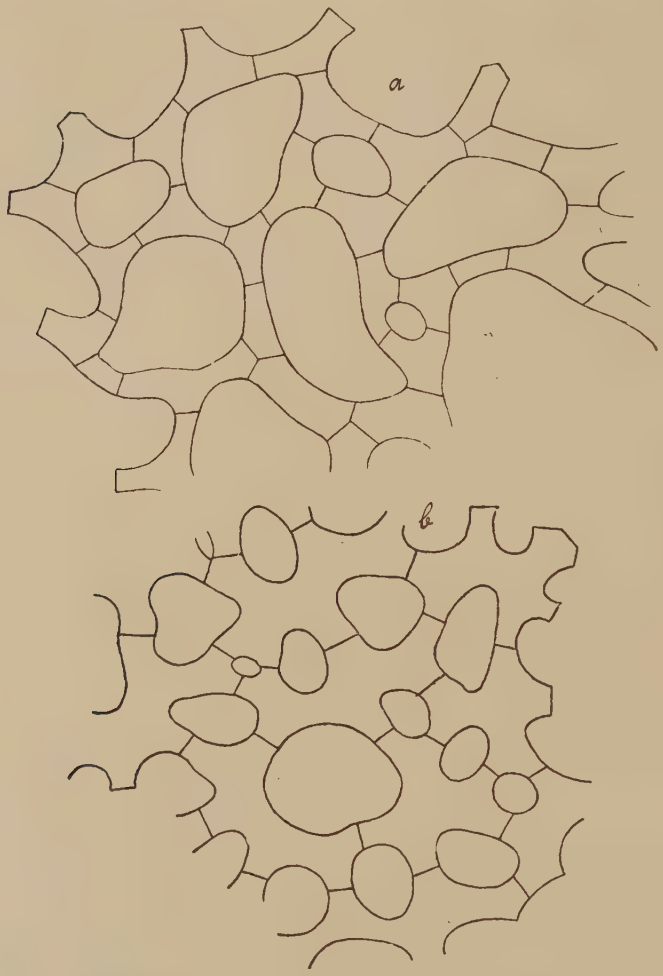

Fig. 44. Schwammgewebe: a. von *Hedera Helix*, b. von *Hepatica triloba*.

lularräume aufweiſen, wie ſie im Schlammgewebe von *Hedera Helix* (Fig. 44a), *Oxalis acetoſella, Hepatica*

triloba (Fig. 44b), *Pulmonaria obſcura* u. ſ. w. vorkommen.

Dieſe Erſcheinung hat, wie ich annehmen möchte, ihren Grund in der Tatſache, daß das Paliſſadengewebe bei den *Monocotyledonen* an der Durchlüftung einen bedeutend größern Anteil nimmt als bei den *Dicotyledonen.* Im Paliſſadengewebe der letztern gibt es viele, ſehr kleine, gleichſam auf das phyſiologiſche Minimalmaß beſchränkte Intercellularräume, die infolge der Zuſammengrenzung cylindriſcher Zellen entſtehen. Die Paliſſadenzellen der *Monocotylen* beſitzen aber oft Einbuchtungen, oder ihre Membranen ſind gewellt, und ſo können ſich weit mehr und größere Intercellularräume bilden. Weil ſomit das Paliſſadengewebe der *Monocotylen* an der Durchlüftung ſtärker beteiligt iſt, als das der *Dicotylen*, ſo ſcheint in Korrelation dazu das Schwammgewebe der *Monocotylen* nicht ſo große Intercellularräume nötig zu haben, wie das der *Dicotylen.*

Dieſe Bildung großer Intercellularräume im Schwammgewebe *dicotyler* Pflanzen wird auf verſchiedene Art erzielt, z. B. durch langarmige Zellen, oder bei kurzarmigen durch Verlängerung der Arme mittelſt eingeſchalteter Zellen etc. Der Deutlichkeit halber will ich einige Spezialfälle anführen.

Hedera Helix (Fig. 44a) zeigt in der Flächenausdehnung eines der reichgegliedertſten Schwammgewebe; es iſt dünnarmig und weitmaſchig. Die Zellen ſind nur ein- bis vierarmig; die häufigſte Form iſt die dreiarmige, welche bei kleinem Centralkörper und mäßig geſtreckten Armen dadurch eine leichte Gliederung ermöglicht, daß oft geradlinige, geſtreckte Zellen eingeſchoben ſind, welche zur Verlängerung der Zellarme dienen. Dadurch werden große Intercellularräume er-

reicht. Gewöhnlich ſind es 6—7 Zellen, welche einen Intercellularraum umgeben. Über jedem Intercellularraum der unterſten Schwammgewebeſchicht liegt in der Regel eine Spaltöffnung.

Daß das Epheublatt in ſo hohem Maße für ausgiebige Durchlüftung eingerichtet iſt, verſtehen wir teleologiſch, wenn wir uns vorſtellen, wie es am Stamme der Buche mit ſeiner Unterſeite dem Subſtrat beinahe anliegt. Denn das Blatt iſt infolge ſeiner Lage einerſeits dem Winde weniger ausgeſetzt als ein frei in

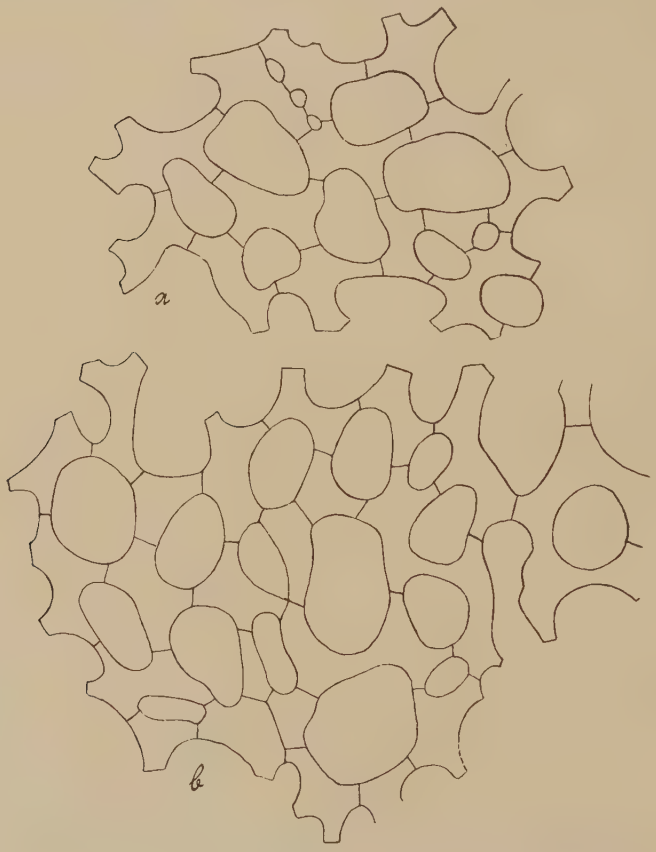

Fig. 45. Schwammgewebe: a. von *Galium Mollugo*, b. von *Viola ſilvatica*.

der Luft ſchwebendes, und deshalb können die zur Aſſimilation und Atmung notwendigen Gaſe nicht mit der gleichen Intenſität herzuſtrömen; anderſeits iſt ein ſolches Blatt weniger der Gefahr allzuſtarker Verdunſtung preisgegeben, und die großen Atemhöhlen, welche im allgemeinen eine ſtärkere Transpiration im Gefolge haben, werden der Pflanze nicht zum Nachteile ſein.

Oxalis acetoſella, Galium Mollugo, Viola ſilvatica, Daphne Mezereum, Aquilegia vulgaris zeigen in Bezug auf feine Gliederung und Größe der Inter-

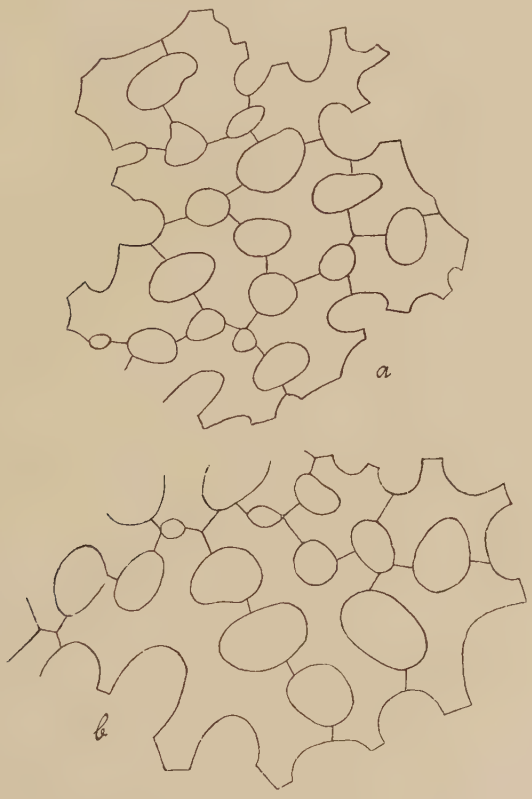

Fig. 46. Schwammgewebe: a. von *Orobus vernus*, b. von *Anemone nemoroſa*.

cellularräume demjenigen von *Hedera Helix* ähnlich gebaute Schwammgewebe, doch unterſcheiden ſie ſich in den Formen der einzelnen Zellen. An Stelle der dreiarmigen Zellen, welche für *Hedera*, *Aquilegia* u. a. charakteriſtiſch ſind, treten nämlich reichverzweigte, 3—7 armige bei *Galium* (Fig. 45 a), 5—6 armige bei *Oxalis* (Fig. 43 b), 3—6 armige bei *Viola* (Fig. 45 b).

Orobus vernus beſitzt ebenfalls reichgegliederte, aber kurzarmige Zellen (Fig. 46 a), die 6—8 Anſatzſtellen aufweiſen. Bei den Schwammparenchymzellen von *Anemone nemoroſa* fand ich die größte Zahl von Ar-

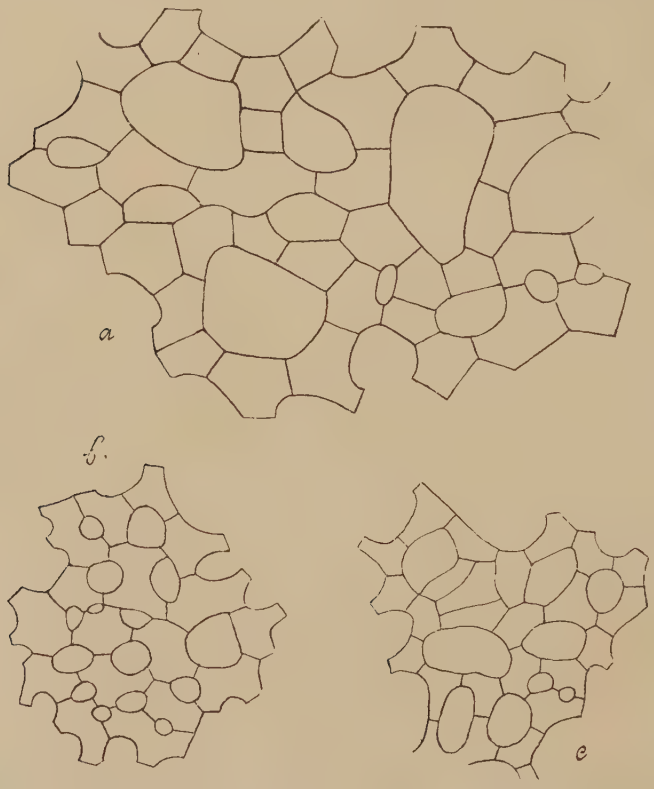

Fig. 47. Schwammgewebe: a. von *Vinca minor*, b. *Fragaria elatior*, c. *Primula elatior*.

men und Anſatzſtellen, und zwar kann man deren oft 10—12, mitunter noch mehr zählen, wie aus der Fig. 46b zu erſehen iſt.

Maſſige voluminöſe Zellen ſind *Hepatica triloba* (Fig. 44b), *Helleborus foetidus* (Fig. 43a) und *Pulmonaria obſcura* eigen. Kurzarmige Schwammgewebezellen, die aber durch ihre Lagerungsweiſe dennoch anſehnliche Intercellularräume bilden, beſitzt *Vinca minor* (Fig. 47a), kurzarmige Zellen und kleinere Intercellularräume kommen *Fragaria elatior* (Fig. 47b) und *Primula elatior* zu (Fig. 47c).

Von den bis jetzt erwähnten Formen der Schwammparenchymzellen, wie auch vom Geſamtaufbau des Gewebes, hebt ſich deutlich ab Zellform und Bau des Gewebes von *Aſpidium Filix mas.* Es hat nicht nur in der Richtung der Blattfläche ein reichverzweigtes Schwammparenchym mit großen Intercellularräumen, ſondern ebenſo in der Richtung ſenkrecht zur Blattfläche (Fig. 48b).

Die Bedeutung dieſer Erſcheinung läßt ſich vielleicht erklären an der Hand der Lehre von J. Sachs, welche Godlewski[18]) beſtätigt und erweitert hat. Letzterer bewies, «daß in einer Atmoſphäre, welche keine Kohlenſäure enthält, auch keine Stärke in den Chlorophyllkörnern am Lichte erzeugt wird. Ebenſo fand er, daß die im Chlorophyll entſtandene Stärke nicht bloß im Finſtern, ſondern auch bei intenſivem Licht verſchwindet, wenn die umgebende Luft keine Kohlenſäure enthält. Von ganz beſonderm Gewichte aber iſt die Tatſache, daß eine Steigerung des Kohlenſäuregehaltes der Luft bis 8% bei intenſivem Lichte eine 4—5 mal ausgiebigere Stärkebildung bewirkt, während im diffuſen Licht die Wirkung viel geringer iſt; ſehr große Kohlenſäuremengen in der Luft hindern

dagegen die Stärkebildung um ſo mehr, je geringer die Lichtintenſität iſt».

Fig. 48. a. Schwammgebe von *Aſpidium Filix mas* (Flächenanſicht).
b. Querſchnitt durch das Blatt von *Aſpidium Filix mas*.

Es dürfte deshalb wohl die Annahme richtig ſein, daß auch gerade deshalb die Schattenpflanzen, vorab

die Farne, ein reichdifferenziertes Schwammgewebe haben, und zwar letztere auch in der Richtung ſenkrecht zur Blattfläche, um durch die dadurch gebildeten, geräumigern Intercellularräume der Kohlenſäure möglichſt reichen Zutritt zu gewähren, weil die Beleuchtung des ſchattigen Waldes weniger intenſiv iſt; damit wird alſo die Leiſtungsfähigkeit der Chlorophyllkörner durch die Einwirkung reichlicher Kohlenſäure möglichſt geſteigert.

Bekanntlich beſitzen ferner die Epidermiszellen der Blattunterſeite von *Aſpidium Filix mas* Chlorophyll. Der Pflanze wird deshalb eine ausgiebige Durchleuchtung vom größten Vorteil ſein, und dies iſt wohl ein zweiter Grund für die Differenzierung des Schwammgewebes ſenkrecht zur Blattfläche, denn das ſchief auffallende, diffuſe Tageslicht kann ein derart gebautes Schwammparenchym leichter durchdringen, als wenn die Zellen nur in horizontaler Richtung gegliedert ſind, zumal bei letzterer Konſtruktion die Intercellularräume oberer und unterer Schwammgewebeſchichten in der Regel etwas gegen einander verſchoben ſind.

Endlich trägt das Farnblatt auf ſeiner untern Seite die Sporen. Es werden deshalb die Arme der Schwammparenchymzellen ſenkrecht zur Fläche vorab auch in dieſer Richtung im Dienſte der Stoffleitung ſtehen, und das wäre, abgeſehen von der Atmung, ein dritter phyſiologiſcher Grund für die Orientierung der Zellarme ſenkrecht zur Blattfläche.

Nach dieſen Erörterungen möchte ich noch die Tatſache anführen, daß mit ihren Blättern überwinternde Pflanzen, wie *Hedera Helix, Vinca minor, Hepatica triloba, Helleborus foetidus* inſofern eine Übereinſtimmung zeigen, daß die Zellen der unterſten Schichten des Schwammgewebes Membranen

von bedeutender Dicke beſitzen. Man kann dies deutlich ſehen, wenn man querdurchſchnittene Zellarme, welche direkt gegen den Beobachter gerichtet ſind, betrachtet. Bei nicht überwinternden Blättern konnte ich niemals die betreffenden Zellwände von ſolcher Dicke beobachten. Wenn man genau zuſieht, ſo zeigt ſich, daß die Dicke der Membranen bei dieſen überwinternden Pflanzen von den Paliſſaden- bis zu den unterſten Schwammparenchymzellen zunimmt. Vom Spätherbſte bis zum Frühlinge ſind es nun vorab dieſe unterſten Schwammgewebezellen, welche als Speicherorgane der Nährſtoffe dienen. Es ſcheint daher die Verdickung der Zellmembranen eine ſehr zweckmäßige Einrichtung zu ſein. Denn während dieſer Zeit iſt die Pflanze einem mannigfaltigen Witterungswechſel unterworfen, auf milde ſonnige Tage folgen ſolche von intenſiver, anhaltender Kälte. Es kann deshalb dem Schwammparenchym nur zum Vorteil gereichen, wenn die Membranen ſeiner Zellen, welchen für dieſe Zeit die Funktion der Speicherung zukommt, derb und widerſtandsfähig gebaut ſind.

Zum Schluſſe möchte ich die hauptſächlichſten Reſultate vorliegender Arbeit kurz zuſammenfaſſen.

I. Es gibt Spaltöffnungsapparate, welche als Modifikationen der bereits von Schwendener, Haberlandt und Schellenberg aufgeſtellten mechaniſchen Typen hingeſtellt werden müſſen.

1. Modifikation des *Helleborus*-Typus ausgezeichnet durch Berührung der Hörnchen im geſchloſſenen Zuſtande.
2. Modifikation: An *Iris germanica* erinnernder Typus bei *Onobrychis ſativa*.
3. *Mnium* ähnlicher Typus bei *Oleandra neriifolia*.
4. Modifikation des *Tradescantia*-Typus bei *Smilax mauritanica*.
5. An den Schwimmpflanzen erinnernder Bau der Schließzellen bei *Primulaceen* und *Ranunculaceen*.

Bau und Mechanismus der Spaltöffnung am Stengel von *Ranunculus acer* charakteriſierte ich als einen neuen Typus. Denn abweichend von den früher beſprochenen Typen iſt nicht bloß das Fehlen äußerer und innerer Gelenke, ſondern vor allem die auffallende Dicke der innern Wand der Nachbarzelle und endlich damit im Zuſammenhang beim Eintreten des Turgors der Zug ſchief nach innen, den dieſe dicke Innenwand infolge der Ausdehnung der dünnwandigen, die Atemhöhle begrenzenden Zellen ausübt.

II. Bezüglich der anatomiſchen Unterſchiede der Spaltöffnungen am gleichen Organe und an verſchiedenen Organen derſelben Pflanze ſind folgende Fälle hervorzuheben:

a. Verſchiedenheiten zwiſchen den Stomata derſelben Blattſeite.

b. Verſchiedenheiten zwiſchen den Stomata der Blattoberſeite und der Blattunterſeite; dieſe beziehen ſich auf Bau und Einſenkung der Schließzellen.

c. Verſchiedenheiten zwiſchen den Stomata von Blatt und Stengel derſelben Pflanze.

α) Allgemeine Verſchiedenheiten: Schließzellen beim Stengel in der Regel länger, höher, ſchmäler als beim Blatt; öfterer Doppelverſchluß.

β.) Spezielle Verſchiedenheiten: Hauptſächlich bezüglich des Bautypus in Stengel und Blatt.

III. Momente, welche bei der Verteilung der Spaltöffnungstypen bei den *Monocotylen* in Betracht kommen, ſind im folgenden namhaft gemacht.

1. Die ſyſtematiſche Verwandtſchaft.
2. Die Organform (Blattform).
3. Die Umrißform der Spaltöffnung, auf den Flächenſchnitt bezogen.
4. Der Standort.

IV. An den Rhizomen von *Polygonatum multiflorum* und *Convallaria maialis* gibt es nebſt einer Anzahl funktionsloſer auch tätige Stomata, welche aber ſelbſt bei der größten Öffnung nur eine kleine Centralſpalte aufweiſen. Die Funktionsloſigkeit iſt durch ſpezifiſche anatomiſche Einrichtungen nachweisbar. Bei dieſen unterirdiſchen Spaltöffnungen ſind die Schließzellen nicht mit Chlorophyll beſetzt, ſondern ſie enthalten vor allem Stärke. Waſſerzufuhr bei beſtimmten Temperaturverhältniſſen bewirkt Turgor in den Schließzellen und Öffnung derſelben, während Waſſerverluſt die Stomata ſchließt.

V. Die Schwammgewebezellen vieler *Monocotyledonen* zeigen eine bevorzugte Streckungsrichtung, was bei den *Dicotylen* nicht der Fall iſt. Beſitzt das *Monocotylen*blatt breitere Form *(Tamus, Smilacina)*, dann iſt eine vorwiegende Streckungsrichtung nicht vorhanden.

Die Intercellularräume im Schwammgewebe ſind bei den *Dicotylen* im allgemeinen größer als bei den *Monocotylen,* was durch Korrelation erklärbar iſt, nämlich durch Vergleich mit dem Paliſſadengewebe.

Vorliegende Arbeit wurde im botaniſchen Inſtitute der Univerſität Freiburg (Schweiz) unter der Leitung des Herrn Prof. Dr. Weſtermaier ausgeführt; für die Förderung und Ratſchläge von Seite dieſes verehrten Lehrers ſpricht der Verfaſſer hier ſeinen herzlichſten Dank aus.

Anmerkungen.

[1]) S. Schwendener, Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsbericht der königl. Akademie der Wiſſenſch. zu Berlin, 1881, p. 857.

[2]) G. Haberlandt, Phyſiologiſche Pflanzenanatomie. Leipzig 1896, p. 390.

[3]) E. Bünger, Beiträge zur Anatomie der Laubmooskapſel. Inaug.-Diſſ. Bot. Centralb. 1890, Bd. XLII.

[4]) G. Haberlandt, Phyſiologiſche Pflanzenanatomie. Leipzig 1896, p. 401.

[5]) H. C. Schellenberg, Beiträge zur Kenntnis von Bau und Funktion der Spaltöffnungen. Botan. Ztg. I. Abt., Heft X., Leipzig 1896.

[6]) G. Haberlandt «Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates,» II. die Spaltöffnungen der Schwimmpflanzen. Flora 1887.

[7]) G. Haberlandt, Phyſiologiſche Pflanzenanatomie, p. 401.

[8]) W. Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Ing.-Diſſ. Jena 1892, p. 22.

[9]) G. Haberlandt, Phyſiologiſche Pflanzenanatomie. S. 396 ff.

[10]) H. Solereder, Syſtematiſche Anatomie der Dicotyledonen 1899. S. 912.

[11]) M. Raciborſki, Die Pteridophyten der Flora von Buitenzorg, 1898. S. 108.

[12]) K. Gieſenhagen, Die Farngattung *Niphobolus*, Eine Monographie, Jena 1901. S. 81 und 85.

[13]) A. Guillaud, Thèses présentées à la Faculté des sciences de Paris. I. Thèse, Recherches sur l'Anatomie comparée et le développement des Tissus de la Tige des Monocotyledones, Paris, 1878. S. 21 und 52.

[14]) R. Hohnfeldt, Über das Vorkommen und die Verteilung der Spaltöffnungen auf unterirdiſchen Pflanzenteilen, Inaugural-Diſſertation, Königsberg 1880. Juſt 8. Jahrgang.

[15]) J. Coſtantin, Étude comparée des tiges aëriennes et souterraines des Dicotyledones, Paris 1883, aus Ann. des sciences naturelles. 6. sér., T. XVI.

[16]) L. Heydrich, Beiträge zur vergleichenden Anatomie einiger Zwiebelgewächfe, Inaugural-Differtation, Halle-Wittenberg, 1890.

[17]) G. Haberlandt, Phyfiologifche Pflanzenanatomie. S. 247.

[18]) Godlewski, Abhängigkeit der Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern von dem Kohlenfäuregehalt der Luft; Flora 1873, S. 378. Abhängigkeit der Sauerftoffabfcheidung der Blätter von dem Kohlenfäuregehalt der Luft in «Arbeiten des botan. Inft. in Würzburg». 1873. Bd. 1. S. 343.

Vita.

Der Verfaſſer vorliegender Arbeit wurde den 3. Oktober 1871 in Rieden bei Baden (Schweiz) geboren als Sohn von Robert und Friedrika Buck. Nachdem er die Volksſchule und drei Klaſſen der Bezirksſchule Baden abſolviert hatte, machte er vom Herbſte 1887 bis Sommer 1892 ſeine Studien am Gymnaſium und Lyceum des Stiftes Einſiedeln, wonach er das Reifezeugnis erlangte. Im September 1892 trat er in das Noviziat des Benediktinerkloſters Einſiedeln und nach deſſen einjähriger Dauer ſtudierte er vier Jahre Theologie. Im Juni 1897 wurde er zum Prieſter geweiht. Während des Schuljahres 1897/98 war er Lehrer der I. Gymnaſialklaſſe an der Stiftsſchule Einſiedeln. Im Oktober 1898 wurde er an der Univerſität Freiburg in der Schweiz immatrikuliert und hörte Vorleſungen über Botanik, Mineralogie, Geologie, Zoologie, Experimentalphyſik, mathematiſche Behandlung der Naturwiſſenſchaften, anorganiſche und organiſche Chemie bei den Herren Profeſſoren *Weſtermaier, Baumhauer, de Girard, Kathariner, von Kowalski, Daniëls* und *Thomas-Mamert.* Nach vier Semeſtern erlangte er das Licentiats-Diplom und legte am Ende des ſiebenten Semeſters der mathematiſch-naturwiſſenſchaftlichen Fakultät die vorliegende Arbeit als Inaugural-Diſſertation vor.

Den genannten Herren Profeſſoren ſpricht der Verfaſſer an dieſer Stelle ſeinen tiefgefühlten Dank aus.